HANDBUCH
DER
VERGLEICHENDEN PHYSIOLOGIE

BEARBEITET VON

E. BABÁK (Prag), S. BAGLIONI (Rom), W. BIEDERMANN (Jena), R. du BOIS-REYMOND (Berlin), F. BOTTAZZI (Neapel), E. v. BRÜCKE (Leipzig) R. BURIAN (Neapel), L. FREDERICQ (Lüttich), R. F. FUCHS (Breslau), S. GARTEN (Giessen), E. GODLEWSKI (Krakau), C. v. HESS (München), J. LOEB (New-York), L. LÖHNER (Graz), E. MANGOLD (Freiburg), H. PRZIBRAM (Wien), J. STROHL (Zürich-Neapel), R. TIGERSTEDT (Helsingfors), E. WEINLAND (Erlangen), O. WEISS (Königsberg), H. WINTERSTEIN (Rostock)

HERAUSGEGEBEN VON

HANS WINTERSTEIN
IN ROSTOCK

VIERTER BAND

PHYSIOLOGIE DER REIZAUFNAHME, REIZLEITUNG UND REIZBEANTWORTUNG

MIT 3 TAFELN UND 175 ABBILDUNGEN IM TEXT

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1913

Inhalt des IV. Bandes.

Die Grundlagen der vergleichenden Physiologie des Nervensystems und der Sinnesorgane.

Von **S. Baglioni,** Rom.

Die allgemeine funktionelle Aufgabe des Nervensystems und der Sinnesorgane wird übereinstimmend darin erblickt, die einheitliche harmonische Verwaltung der Leistungen und Funktionen aller übrigen, den Organismus zusammensetzenden Bestandteile derart zu verwirklichen, daß die beiden allgemeinsten Grundgesetze jedes Lebewesens, die Erhaltung des Individuums und die Erhaltung der Art, erfüllt werden. Infolge der Arbeitsteilung treten bekanntlich bei den mehrzelligen Organismen Organe und Gewebe, bei den einzelligen sog. Organellen auf, welche, obwohl mitunter räumlich nebeneinander, doch unabhängig voneinander durchaus spezifische Funktionen im Dienste des Gesamtorganismus leisten. Von diesem Standpunkt aus wird ja jedes höhere Lebewesen als eine Ansammlung mehrerer zusammenwirkender Elementarorganismen, als ein Individuum höherer Ordnung, d. h. als Mehrheit aufgefaßt. Die Einheitlichkeit, die zum Fortbestehen eines solchen, in sich fertigen Ganzen gegenüber den einmal schädlichen, einmal günstigen Einwirkungen der Außenwelt unentbehrlich erscheint, und welche durch die infolge der Arbeitsteilung weit getriebene Differenzierung der einzelnen Bestandteile abhanden zu gehen droht, wird durch das Nervensystems wiederhergestellt.

Der Begriff der „Individualität" (d. h. der Eigenschaft der Untrennbarkeit ohne Zerstörung des Daseins) bei den Metazoen erscheint eben nur dann berechtigt, wenn man sich dabei auf das Band des Nervensystems bezieht, welches die Einzelteile eines Lebewesens miteinander verknüpft.

Zur Erfüllung seiner Grundaufgabe vermag das Nervensystem durch Vermittelung von besonderen an der Peripherie gelegenen Organen (Sinnesorganen) die verschiedenartigen Einflüsse (Reize) der Außen- und der Innenwelt wahrzunehmen, um auf diese mitunter

ebensoviele allgemeine äußere und innere Lebensbedingungen darstellenden Faktoren adäquat reagieren zu können.

Wir wollen hier nur summarisch die einzelnen allgemeinen Leistungen der verschiedenen Bestandteile des Nervensystems erwähnen, wie sie heute angenommen und angegeben werden. Wenn zu dieser schematischen Zusammenstellung besonders die Kenntnisse verwertet wurden, die von Untersuchungen des Nervensystems höherer Wirbeltiere herstammen, so hat dies darin seinen Grund, daß wir erstens beim heutigen Stande der Wissenschaft über die Funktionen dieses Nervensystems weit besser orientiert sind, und daß zweitens die bisherigen über das Nervensystem der Tiere gewonnenen Ergebnisse sich im wesentlichen ungezwungen in den gleichen Rahmen einfügen lassen, wie wir bei der speziellen Besprechung der einzelnen Klassen sehen werden.

Will man zu einem möglichst getreuen und anschaulichen Bild von den Haupterscheinungen und Hauptvorgängen gelangen, die sich innerhalb des Nervensystems abspielen, so muß man eigentlich demselben Weg folgen, auf dem normalerweise das Nervensystem, wenn nicht immer, doch vorwiegend zur Tätigkeit veranlaßt wird. Im Gegensatz zu den gewöhnlichen Darstellungen, bei denen wohl zunächst die Eigenschaften der Nervenstämme und der Zentren behandelt werden, und erst dann die Leistungen der Sinnesorgane, sollte man gerade von letzteren ausgehen, da sie ebensoviele Pforten bilden, durch welche die sowohl von der Umgebung wie von der eigenen Innenwelt herstammenden Erregungen für das Nervensystem eintreten. In der folgenden Zusammenstellung wollen wir dieser logischen Forderung Rechnung tragen.

A. Allgemeine Leistungen der Sinnesorgane.

In ihrer Gesamtheit betrachtet, können die Sinnesorgane als Einrichtungen definiert werden, deren Funktion wesentlich in der Aufnahme (Rezeption) der auf sie einwirkenden Reize und der Umwandlung (Transformation) letzterer in ebensoviele spezifische Nervenerregungen besteht.

Die verschiedenen Sinnesorgane sind so zweckmäßig angepaßt (wenigstens bei den höheren Tieren), daß jedes einzelne gewöhnlich nur auf eine besondere Art Reize (adäquate Reize) anspricht. Nach dem fundamentalen Gesetze Joh. Müllers vermag jedes einzelne Sinnesorgan nur eine und zwar immer dieselbe Art Erregung auf das Nervensystem zu übertragen, auch wenn die auf das Sinnesorgan einwirkenden und seine Tätigkeit auslösenden Reize sonst verschiedener Natur sind.

Demgemäß muß man den Begriff der Reize vom Begriff der Sinneserregungen, in die erstere durch die eigene Tätigkeit der betreffenden Sinnesorgane umgewandelt werden, bei den wissenschaftlichen Ausführungen streng unterscheiden. Wollen wir uns auf die äußeren, wohl direkten Bedingungen (Ursachen) der Sinneserregungen irgendwie beziehen, so dürfen wir von Reizen und Reizwirkungen sprechen; wir dürfen dagegen die Bezeichnung Erregung nur dann anwenden, wenn wir die im Nervensystem meist infolge der Tätigkeit der Sinnesorgane auftretenden Reizfolgen vor Auge haben. Trotzdem

VERWORN mit Recht so nachdrücklich diese logische Notwendigkeit dargetan hat, werden doch die Begriffe von Reiz und Erregung von vielen immer noch unterschiedlos angewendet, was aber zu einer schärferen Präzisierung unserer wissenschaftlichen Ausführungen nicht beitragen kann.

Für die Mehrzahl der Sinne, d. i. für alle äußeren Sinnesorgane, die, an der äußeren Oberfläche des Körpers gelegen, auf die Einflüsse der Umgegend reagieren, bestehen die ihre Tätigkeit auslösenden Reize wesentlich in Aenderungen der Lebensbedingungen, die in der Außenwelt obwalten. Die verschiedenen Arten solcher äußeren Reizwirkungen, denen mindestens ebensoviele Sinnesorgane der höheren Wirbeltiere (und des Menschen) entsprechen [1]), stimmen mit den verschiedenen in den Naturwissenschaften angenommenen voneinander gesonderten Energiearten gesetzmäßig überein (vgl. VERWORN, 15). Nur die elektrische Energie scheint eine Ausnahme von dieser Gesetzmäßigkeit darzustellen, indem wir über kein besonderes Sinnesorgan verfügen, welches auf diese Art Energie spezifisch reagiert (2). Auch ist nicht zu vergessen, daß nicht alle Organismen und Tiere dieselben Sinnesorgane besitzen und in so hohem Grad entwickelt zeigen, wie dies bei den höheren Tieren der Fall ist. Wir werden sehen, daß gerade in dieser Hinsicht tiefgreifende Unterschiede zwischen den sog. niederen und höheren Lebewesen nachweisbar sind. Die Höhe in der Tierleiter besteht eben vor allem in der weitgehenden Entwicklung und Differenzierung der Sinnesorgane und natürlich der mit ihnen zusammenhängenden Nervenzentren.

Die zu dieser Kategorie der äußeren Sinnesorgane gehörenden Reize können zunächst voneinander unterschieden werden, je nachdem die Reizquelle sich in bezug auf das reagierende Sinnesorgan nahe oder fern befinden muß, um das betreffende Organ erregen zu können. Eine derartige Einteilung beruht vielleicht auf keinem wesentlichen Unterscheidungsmerkmal, doch bietet sie manche praktischen Vorteile. Infolgedessen können die verschiedenen Sinnesorgane in zwei umfangreiche Reihen eingeteilt werden: diejenigen, welche auf nahwirkende Reize, und diejenigen, welche auf fernwirkende Reize reagieren. In die erste Reihe gehören die sog. niederen Sinne (d. h. die Hautsinne: Drucksinn, Kälte- und Wärmesinn, ferner die durch chemische Energie erregten Sinne: Geschmack und Geruch), während in die zweite Reihe die sog. höheren Sinne (also Gehörsinn und Lichtsinn) fallen.

Mit der Aufzählung der äußeren Sinnesorgane, die also zur Wahrnehmung der verschiedenen Einwirkungen der Umgegend dienen, die für das Fortbestehen des Lebens wichtig sind, sind nicht alle im Tierkörper tätigen Sinnesorgane erschöpft. Wir verfügen außerdem noch über in der Tiefe des Körpers gelegene Sinnesorgane, die imstande sind, uns über die Aenderungen der Innenwelt zu unterrichten. Durch die Tätigkeit einiger von ihnen empfinden wir z. B. die jeweilige Lage unserer Glieder (auch bei Ausschluß der Augen), den Kontraktionszustand unserer Muskeln, die jeweilige Stel-

---

1) Für die Wärme sind bekanntlich zwei Sinnesorgane in unserer Haut nachweisbar, indem das eine die Kälteempfindung und das andere die Wärmeempfindung vermittelt. Dasselbe gilt für die chemische Energie, die man als Geschmack und Geruch empfinden kann.

lung unseres Kopfes, die passiven räumlichen Aenderungen unseres Körpers (durch die Tätigkeit des sog. Labyrinthorganes) etc. Die durch diese inneren Sinnesorgane herbeigeführten Nervenerregungen spielen eine sehr wichtige Rolle bei den zentralen Vorgängen der zweckmäßigen Koordination der tierischen Reaktionen. Es leuchtet ein, daß gerade durch die Vermittelung dieser Organe das Nervensystem seine oben erwähnte Hauptaufgabe der harmonischen Verwaltung der verschiedenen Funktionen des gesamten Organismus zu erfüllen vermag.

Eine dritte und zwar nicht weniger wichtige Reihe Sinnesorgane tritt endlich auf im Dienste der komplizierten chemischen und mechanischen Verarbeitung der Nahrungsstoffe in dem Verdauungs- und Absorptionsrohre.

Eine derartige Einteilung der Sinnesorgane auf Grund des Ortes, wo die Reize im Körper empfunden werden, verdanken wir Sherrington (14), der auch für die drei genannten Hauptklassen der Sinnesorgane entsprechende Bezeichnungen vorgeschlagen hat. Die Sinnesorgane, die auf die Aenderungen unserer eigenen Organe ansprechen, nennt er proprio-ceptives Feld. Die Sinnesorgane dagegen, die durch Einflüsse der Außenwelt in Tätigkeit versetzt werden, sind nach ihm in zwei Unterabteilungen einzureihen, je nachdem sie an der äußeren Oberfläche (extero-ceptives Feld) oder aber an der inneren Oberfläche, d. h. entlang dem Verdauungsrohre (intero-ceptives Feld), gelegen sind.

Eine besondere Betrachtung verdienen die bisher noch nicht erwähnten Schmerzempfindungen. Die diese Art Empfindungen vermittelnden Endapparate[1]) sind überall im ganzen Körper gelegen. Hauptsächlich finden sie sich jedoch in der Tiefe der Haut und der äußeren Einwirkungen ausgesetzten Schleimhäute zusammen mit den drei anderen erwähnten Hautsinnen. Sie gehören also gewissermaßen zu dem „extero-ceptiven Feld" Sherringtons. Die charakteristische Eigentümlichkeit ihrer Funktion, die sie von allen übrigen Sinnen auszeichnet, besteht darin, daß sie durch die Einwirkung fast aller Reize (namentlich Druck, elektrischer, chemischer und Temperaturreize) ohne Unterschied erregt werden, wenn die Reize so stark einwirken, daß dadurch eine Schädigung der organisierten Bestandteile des Körpers bewirkt wird. Hier besteht also eine Art äußerer Einflüsse und dementsprechend eine Empfindungsart, welche zu der Hauptaufgabe des Nervensystems (d. i. die Erhaltung der Unversehrtheit des Individuums) in direkter Beziehung steht. Alle so einwirkenden Reize können dann in eine Kategorie zusammengefaßt werden, wie es Sherrington vorgeschlagen hat, indem er sie als Noxa bezeichnete. Auch die durch dieselben ausgelösten Reaktionen des Nervensystems (Reflexe) unterscheiden sich vielfach von den Reflexen, die durch Einwirkung der übrigen Sinneserregungen ausgelöst werden, indem sie folgende von Sherrington hervorgehobene Eigenschaften zeigen: 1) sie sind vorherrschend (prepotent); 2) sie

---

1) Ob hierzu differenzierte Sinnesorgane, d. h. spezifisch gebaute und funktionierende Organe, im Tierkörper vorhanden sind, oder aber freie Nervenenden zur Vermittelung dieser Empfindungen ausreichen, ist noch nicht entschieden. Dagegen scheint es, daß Schmerznerven und Schmerzzentren von den übrigen Sinnesnerven und -zentren gesondert bestehen (vgl. unten p. 7).

bezwecken, den affizierten Teil durch Flucht- oder Verteidigungsbewegungen zu schützen; 3) sie sind gebieterisch und 4) sie sind, von psychischer (subjektiver) Seite betrachtet, von Schmerz begleitet.

B. Allgemeine Leistungen des Nervensystems.

Für gewöhnlich wird das Nervensystem als ein anscheinend überaus verwickeltes System von Bahnen (Nervenfasern) aufgefaßt, welche die von peripheren Sinnesorganen herstammenden Erregungen auf eigentümliche zentrale Stationen (Zentren, graue Substanz) übertragen. Diese Zentren bilden dann den Hauptteil des gesamten Systems, da sie nicht bloß dazu dienen, die Sinneserregungen aufzunehmen, sondern auf dieselben mannigfach zu reagieren, indem sie die entsprechende Tätigkeit der Erfolgsorgane (gewöhnlich Muskeln und Drüsen) veranlassen, mit denen sie wiederum durch Nervenfasern verbunden sind.

a) Nervenfasern.

In der üblichen Auffassung der funktionellen Eigenschaften der Nervenfasern spielt der Begriff der „Bahnen" eine maßgebende Rolle. Der übliche Begriff einer „Bahn" ist der einer vorgeschriebenen Strecke, entlang deren sich der Reisende (oder der Zug) bewegen kann, um eine gewisse Gegend zu durchlaufen. Die Bahn kann aber auch mit ihren wesentlichen Merkmalen fortbestehen, wenn eine Zeitlang kein Reisender oder kein Zug über sie geht. Der übliche Begriff einer „Bahn" ist also von demjenigen des sich darauf Bewegenden gewissermaßen gesondert.

Gilt dies nun auch für den Begriff der Nervenbahn? Was bewegt sich auf diesen Bahnen? Die Antwort lautet: es sind die Nervenerregungen (oder Nervenimpulse, wie sie auch genannt werden), die auf diesen Bahnen mit einer gewissen meßbaren Geschwindigkeit laufen. Bestehen dann zwischen der Nervenbahn und der auf ihr sich bewegenden Erregung etwa dieselben Unabhängigkeitsverhältnisse, wie sie offenbar zwischen der Straßenbahn und dem Reisenden bestehen? Keinem von uns wird es einfallen, darauf mit einem unbedingten Ja zu antworten. Denn jegliche Nervenbahn schließt in sich selbst alle die Eigenschaften und Bedingungen ein, die sie befähigen, zugleich den Reisenden, d. h. die Erregung, darzustellen, welche heutzutage als eine (etwa physikalisch-chemische) Aenderung dieser Nervenbahn aufgefaßt wird. Infolgedessen hat sie von dem Begriff der „Bahn" nur das eine Merkmal übernommen und bewahrt, eine der Erregungsleitung vorgeschriebene Strecke zu sein. Vorgeschrieben, weil sie unter den übrigen Geweben und Organen des Körpers gerade die Fähigkeit erlangt hat, Erregungen zu leiten.

Die Leitung der Erregungen wird also übereinstimmend als die ausschließliche wesentliche Leistung der Nervenfasern angesehen.

Es ist hier nicht der Ort, auf die allgemeine Frage nach dem Zustandekommen und den Bedingungen der Nervenleitung und Nervenerregung einzugehen. Ehe wir jedoch diesen Abschnitt über die allgemeinen Leistungen der Nervenfasern verlassen, scheint es an-

gebracht, noch eine Frage kurz zu streifen. Dies ist die Frage nach der funktionellen Gleichartigkeit der den verschiedenen Erregungen dienenden Nervenfasern.

Die wohl allgemein verbreitete Ansicht ist bisher die von einer völligen funktionellen Gleichartigkeit des Leitungsprozesses in allen motorischen, sekretorischen sowie den verschiedenen afferenten Nervenfasern, eine Ansicht, die namentlich von Donders, Helmholtz, du Bois-Reymord begründet wurde. Dieser Lehre zufolge wäre jede Nervenfaser als ein indifferenter Leiter aufzufassen. Spezifisch funktionierende, d. h. voneinander qualitativ unterscheidbare Organe wären nur die peripheren Sinnesorgane und die mit denselben verknüpften Zentren. Diese Theorie von der funktionellen Gleichartigkeit der Nervenfasern stützt sich auf mehrere objektive physikalische Beobachtungen: das gleiche morphologische Aussehen aller Fasern, die gleiche (?) Geschwindigkeit ihrer Fortpflanzung der Erregung, die gleichen an allen Nerven nachweisbaren elektrischen Vorgänge. Die angeführten Tatsachen schließen jedoch nicht notwendig die wahren Lebensvorgänge der Nerven ein, die sich, wie heute fast übereinstimmend angenommen wird, namentlich auf biochemischen Grundlagen abspielen. Die Lehre von der funktionellen Gleichartigkeit der Nervenfasern kann also nicht als streng bewiesen angesehen werden.

Tatsächlich trat vor kurzer Zeit E. Hering (7) dieser Theorie entgegen. Die Gründe, die er zum Nachweis der qualitativen Unterschiede der verschiedenen Nervenfasern in Betracht zieht, verdienen die größte Beachtung, obwohl sie mehr theoretischer als experimenteller Natur sind. „Aus allem Gesagten (schloß er) geht hervor, daß ich der Lehre Johannes Müllers nicht nur beipflichte, sondern dieselbe vielfach erweitert wissen möchte. Die spezifischen Energien sind nach meiner Auffassung ein phylogenetisch erworbenes Erbgut nicht bloß der Sinnesnerven, sondern mehr oder weniger aller Neuronen[1]), ihrer Fasern sowohl als ihrer Zellen . . .“

Indessen fehlt es nicht an experimentellen Ergebnissen, die zugunsten der Lehre von der funktionellen Ungleichartigkeit der Nervenfasern ins Feld geführt werden können.

Schon Pereles und Sachs (11) und dann neuerdings M. Hafemann (6) konnten am Froschischiadicus nachweisen, daß motorische und sensible Nervenfasern eine verschiedene Empfindlichkeit gegen Schädigungen aufweisen. Beide erstgenannte Forscher fanden, daß bei Chloroform- oder Aethernarkose des ganzen Nervenstammes die afferenten Fasern etwas früher als die motorischen Fasern die Fähigkeit einbüßen, Erregungen fortzuleiten. Hafemann fand seinerseits u. a., daß Temperaturen von 44—48° C je nach der Dauer der Einwirkung zu einer isolierten Aufhebung der Leitungsfähigkeit in sensiblen bezw. motorischen Fasern führen, indem auch hier stets zuerst die Tätigkeit der sensiblen Nervenfasern erlischt. Hierbei gibt es ein Stadium, wo die sensible Nervenfaser völlig gelähmt, die motorische aber in ihrer Leitungsfähigkeit völlig intakt sind.

---

1) Daß E. Hering zur morphologischen Grundlage seiner Ausführungen der Neuronentheorie sich bedient, ändert nichts an dem Werte seiner Erörterungen: „Ich gestatte mir (schreibt er in der Fußnote zu p. 17) kein Urteil darüber, inwieweit die Neuronenlehre der Histologen richtig ist. Der folgenden Auseinandersetzung lege ich sie schon deshalb zugrunde, weil ich für dieselbe ein bestimmtes histologisches Substrat brauche, an welchem ich meine Hypothese zu erläutern vermag.“

Bei der durch Einspritzung von Stovaïnlösung in den Rückenmarkskanal des Menschen zu chirurgischen Zwecken herbeigeführten lokalen Aufhebung der Leitungsfähigkeit der die Cauda equina zusammensetzenden Wurzeln wurde gefunden (4), daß selbst eine Dissoziation der die Erregungen der vier Hautsinne (Druck-, Wärme-, Kälte- und Schmerzsinn) leitenden Nervenfasern nachweisbar ist. Es wurde nämlich festgestellt, daß von einer bestimmten Hautgegend zunächst die Leitung der Schmerzerregungen (Analgesie), darauf diejenigen der Kälte-, erst dann die der Wärme- und endlich die der Druckerregungen in regelmäßiger Zeitfolge verschwinden. Bei der Rückkehr der normalen Empfindlichkeit wird genau dieselbe Zeitfolge im umgekehrten Sinne beobachtet. Diese Tatsache wäre nur durch die Annahme erklärbar, daß die verschiedenen sensiblen Nervenfasern der Hinterwurzeln gegen eine und dieselbe Schädigung (Einwirkung des Stovaïns) verschieden empfindlich sind, was offenbar zugunsten der Lehre von der funktionellen Ungleichartigkeit der Nervenfasern spricht.

Gegen die zugunsten der Gleichartigkeit der Nerven angeführten Versuchsergebnisse bezüglich der Zusammenheilung durchschnittener und vernähter Nerven (wie z. B. Kopfsympathicus und Halsvagus) kann man einwenden, daß nach den neuen Untersuchungen A. Perroncitos (12) die Regeneration von Nervenfasern, ausschließlich vom zentralen Stumpfe ausgehend, sehr rasch (binnen wenigen Tagen) entlang der abgestorbenen Nervenfasern des peripheren Stumpfes bis zu den Erfolgsorganen gelangt, und ferner, daß die funktionelle Wiederherstellung der Nervenleitung von verschiedenen Umständen (Anastomosen der Nerven usw.) abhängig ist.

b) Zentren.

Die geläufigste Anschauung über die fundamentale Leistung dieses Hauptteiles des Nervensystems ist die, daß sie Reflexe vermitteln. Die von den Sinnesorganen herkommenden, durch die afferenten Nerven zu den Zentren geleiteten Erregungen werden hier von den Ganglienzellen (oder von den übrigen Elementen des zentralen Graues, je nach der morphologischen Lehre, der man beipflichtet) aufgenommen, weiter verarbeitet, indem sie dieselben in motorische oder sekretorische Erregungen umwandeln, und nach den entsprechenden Erfolgsorganen reflektiert, deren Tätigkeit dadurch wachgerufen wird. Bei einer eingehenden analytischen Prüfung erscheint jedoch ein derartiges schematisches Bild, mit dem man sich die Reflextätigkeit der Zentren vorstellt, wie sie sich bei einem typischen Reflexvorgang (z. B. beim Husten) abspielt, recht mangelhaft. Zur Erzielung möglichster Vollständigkeit und Genauigkeit müssen wenigstens noch folgende Merkmale hervorgehoben werden. Erstens braucht die gesamte Energiemenge, die bei einem Reflexvorgang frei wird, nicht in einem bestimmten konstanten Verhältnis zu der vom peripheren Reiz zugeführten Energiemenge zu stehen, wie dies im Gegensatze dazu bei den mit diesen Erscheinungen scheinbar analogen physikalischen Phänomenen der Fall ist. Infolgedessen besteht die Reflexumwandlung nicht in einem einfachen Richtungswechsel der Erregungsleitung. Mitunter tritt hier explosionsartiges Freiwerden von aufgespeicherten Energiemengen auf, ein Prozeß, der mit den sogenannten Aus-

lösungsvorgängen der Physik und der Chemie einigermaßen vergleichbar wäre.

Die von der Peripherie herkommenden Erregungen werden jedoch nicht immer in motorische und sekretorische Erregungen direkt umgewandelt. So kann sich diese Umwandlung auch in einer Verminderung (sog. Hemmung) bereits bestehender Erregungen äußern. Der Fremdkörper, der von der Kehlkopfschleimhaut her den Hustenreflex auslöst, setzt in der Tat nicht bloß die motorischen Zentren der Ausatmungsmuskeln in Tätigkeit, sondern zugleich diejenigen der Einatmungsmuskeln außer Tätigkeit. Fast bei allen ähnlichen normalerweise ablaufenden geordneten Reflexen ist eine derartige Umwandlungsweise der afferenten Erregungen feststellbar. Was aber die Reflexvorgänge des Zentralnervensystems von allen physikalisch-chemischen, mehr minder scheinbar gleichen Vorgängen wesentlich auszeichnet, ist die Eigenschaft der Koordination. Darunter versteht man die zeitlich und räumlich geregelte Anordnung in der Kontraktions- und der Expansionsphase der betreffenden Muskeln (oder der Drüsentätigkeit), die ausnahmslos bei jedem normalen Reflexe wahrgenommen wird. Die verschiedenartigen afferenten Erregungen verbreiten sich nicht wahllos und gleichförmig im Zentralorgan; es ist ihnen auch innerhalb der Zentren der Weg vorgeschrieben, denn sie vermögen ihrer Natur nach verschiedene, bis zu einem gewissen Grade vorgebildete Reflextypen auszulösen. Dieser Weg ist ferner auch nicht ein für allemal unveränderlich festgesetzt, indem nicht nur die verschiedenen Reflexe sich gegenseitig beeinflussen, sondern es auch allgemeine, namentlich vom Stoffwechsel abhängige Zustände des Tieres gibt, welche das Zustandekommen bestimmter Reflexe fördern oder hemmen, bezw. verstärken oder verhindern. Nur dadurch wird es ermöglicht, daß die vom Zentralnervensystem auf bestimmte periphere Reizwirkungen hin normalerweise auftretenden Reaktionen jene auffallende Zweckmäßigkeit aufweisen, die dazu notwendig ist, damit sie für das Tier eine wirklich nützliche Bedeutung erlangen.

Wird damit eine vage, annähernd zutreffende Vorstellung der verschiedenen Arten gewonnen, auf welche die Zentren die afferenten Erregungen verarbeiten können, so erhält man so zugleich ein Bild davon, was für verwickelte, zum Teil von Fall zu Fall sich ändernde Prozesse der Ausdruck „reflektorische Umwandlung der Erregungen durch die Zentren“ in sich einschließt.

Den Zentren werden aber überdies gewöhnlich noch zwei, von der Reflextätigkeit mehr minder sich auszeichnende funktionelle Grundleistungen zugeschrieben, nämlich die automatische und die psychische Tätigkeit. Die genaue, von allen annehmbare und angenommene Definition und selbständige Bedeutung der letzteren beiden Tätigkeiten, sowie deren präzise Beziehung zum Nervensystem in der Physiologie sind jedoch nicht so klar wie die der oben erwähnten Reflextätigkeit. In einem besonderen Abschnitt werden wir bald über das Verhältnis der Psychologie zur Physiologie des Nervensystems sprechen; hier nur ein paar Worte über die sog. automatische Tätigkeit desselben.

Ueber die Automatie herrschen verschiedene Vorstellungen, die leider zu Mißverständnissen führen können.

Wird der Begriff von Automatie im Sinne Joh. Müllers verstanden, nämlich daß es im Gebiete des Nervensystems Tätigkeits-

erscheinungen gibt, welche unabhängig von Reizwirkungen zustande kommen, die von der Umgebung herstammen, so dürfte man die Haltbarkeit dieses Begriffes nicht bezweifeln, denn derselbe bedeutet hier nur eine unbestreitbare Tatsache. Von diesem Standpunkt aus sind die Atembewegungen, die Bewegungen des Verdauungsrohres, die selbständigen Bewegungen der Gefäßwände usw., einigermaßen also alle diejenigen Bewegungen, die nach LANGLEYS Bezeichnung (10) unter der Domäne des autonomen Nervensystems stehen, als automatische Bewegungen aufzufassen. Und zwar würden hierher nicht bloß Bewegungserscheinungen, sondern auch Sekretionserscheinungen desselben Gebietes (hauptsächlich also des Verdauungsrohres) gehören.

Auch die Regulierung der Bewegungen der quergestreiften Muskeln, die als Reaktionen auf Reize der Umgebung in Form von wohlgeordneten komplizierten Reflexen auftreten, kann dann auch als eine automatische Erscheinung aufgefaßt werden, da die dabei wirkenden peripheren Reize dem proprio-ceptiven Feld (d. h. den afferenten Muskelnerven, die den sog. Muskelsinn herbeiführen) zugehören.

Ganz anders steht es jedoch, wenn man unter Automatie eine besondere Anschauung über den Mechanismus des Zustandekommens der oben genannten Erscheinungen äußern will. Dann beginnen die Physiologen nicht mehr einig zu sein.

Man hat nämlich vielfach (allerdings früher mehr als heute) gemeint, daß das Nervensystem letztere Erscheinungen in einer wesentlich verschiedenen Weise vermittelt, als diejenigen, welche auf äußere Reizwirkungen der Umgebung zustande kommen. Die wesentliche Verschiedenheit besteht darin, daß die Zentren zur Tätigkeit durch Impulse veranlaßt werden, die entweder in ihnen selbst spontan, d. h. ohne nachweisbare, außerhalb derselben gelegene Reizursachen entstehen und lediglich infolge von Schwankungen ihres Stoffwechsels auftreten (Annahme JOH. MÜLLERS und LUCIANIS) oder infolge sog. innerer Reize, die direkt, d. h. ohne Vermittelung von Nervenbahnen auf die Zentren einwirken und von den Schwankungen in der Zusammensetzung der zirkulierenden, die Zentren durchspülenden Säfte, namentlich von dem Gehalt an Atemgasen abhängig sind. Dies sind die zwei herrschenden Anschauungen über den Mechanismus des Zustandekommens der sog. automatischen Zentrentätigkeit, hauptsächlich auf die Atemzentren angewendet, deren Tätigkeit noch heute als automatischer Natur aufgefaßt wird. Es ist hier nicht der Ort, diese zwei Lehren der Automatie weiter zu erörtern. Wir wollen jedoch nicht unerwähnt lassen, daß die Tendenz einiger Physiologen dahin geht, auch die genannten automatischen Bewegungen nach den sonst allgemein gültigen Gesetzen der Reflextätigkeit zu erklären. Auch hier würden nämlich die Impulse infolge peripher wirkender Reize zu den Zentren durch Vermittelung besonderer Nervenbahnen gelangen und die geordneten Bewegungskomplexe auslösen und ihre Koordination regeln.

Wer dieser Ansicht über das Zustandekommen der automatischen Bewegungen beipflichtet, vernachlässigt anderseits keineswegs die Abhängigkeit der Tätigkeit des Nervensystems von den Bedingungen seines Stoffwechsels, die, wie wir oft im Laufe der vorliegenden Darstellung sehen werden, für jede Form der Tätigkeit des Nervensystems von durchgreifender Bedeutung sind. Immerhin scheint es jedoch, daß sie für die Tätigkeit der die obigen automatischen

Bewegungen bezw. Sekretionen vermittelnden Zentren eine besondere Rolle spielen.

Rekonstruieren wir nun schließlich nach dem Gesagten die allgemeinen Vorgänge, die der Funktion des Nervensystems zugrunde liegen, so können wir dies folgendermaßen tun.

1) Die verschiedenen Reize der Außen- und der Innenwelt, deren Wirkung, vom physikalischen Standpunkt betrachtet, wesentlich in der Zu- oder Abfuhr von Energiemengen besteht, werden von entsprechenden Sinnesorganen aufgenommen und in verschiedene spezifische Nervenerregungen umgewandelt. Letztere entsprechen der Zahl und der Art nach gewöhnlich nicht den Energieformen, die dem Wesen der Reize zugrunde liegen. Die biologische Bedeutung der einzelnen Reizwirkungen spielt die Hauptrolle bei der Entstehung spezifischer Nervenerregungen.

2) Die so entstandenen verschiedenen Nervenerregungen werden dann durch die verschiedenen afferenten Nervenfasern, die mit den Sinnesorganen verknüpft sind, zu den entsprechenden verschiedenen Zentren hingeleitet. Während dieser Fortleitung scheinen die Nervenerregungen keine weitere Aenderung (Umwandlung) zu erfahren. Die die verschiedenen Sinneserregungen leitenden Nervenfasern scheinen jedoch dabei nicht gleichartig tätig, sondern der Leitungsvorgang für jede Art von Nervenfasern für die entsprechende Sinneserregung spezifisch zu sein.

3) Zu den Zentren gelangt, werden die verschiedenen Erregungen von verschiedenen, anscheinend für jede Art der Erregungen spezifisch differenzierten Zentren aufgenommen und verarbeitet (umgewandelt). Diese neue Umwandlung, welche sie hier erfahren, kann in sehr verschiedener Weise erfolgen und zu verschiedenen Effekten führen; mitunter können sie als motorische oder sekretorische Erregungen nach der Peripherie reflektiert werden, wo sie dann die Kontraktion bestimmter Muskeln oder die Sekretion bestimmter Drüsen hervorrufen, oder aber sie können Hemmungserscheinungen herbeiführen. Auf alle Fälle lassen die durch sie herbeigeführten Reaktionen des Organismus unter normalen Verhältnissen eine bestimmte Zweckmäßigkeit erkennen.

Diese Zweckmäßigkeit, die die oben erwähnten Hauptaufgaben des Nervensystems im Tierkörper verwirklicht, setzt als notwendige Forderung voraus, 1) daß die verschiedenen, von den Sinnesorganen stammenden Nervenerregungen auch als isolierte (d. h. spezifische) Erregungen im Zentralnervensystem noch weiter bestehen und geleitet werden, und 2) daß das Zentralnervensystem nach einem vorher bestehenden, unter Umständen jedoch abänderlichen Funktionsplan wirkt.

Im Laufe der folgenden Darstellung werden wir tatsächlich Tatsachen begegnen, welche die beiden letzteren theoretischen Forderungen erfüllen und zugleich deren Richtigkeit demonstrieren.

C. Wesen der Reflexe und Einteilungen der Reflexwirkungen.

Unter Reflex oder reflektorischem Vorgang verstehen wir also im allgemeinen eine Veränderung oder eine Reihe von Veränderungen in den peripheren Gebilden (Muskeln und Drüsen, Be-

wegungen und Sekretionen), die infolge der Einwirkung bestimmter peripherer Reize durch entsprechende Tätigkeit der zugehörenden Partien des Zentralnervensystems hervorgerufen und geregelt werden. Die so reflektorisch entstehenden Bewegungen oder Drüsenabsonderungen stehen in ihrem Umfang und Ablauf in einem gewissen Zusammenhang mit den sie bedingenden Reizen derartig, daß harmonische Handlungen entstehen, die immer eine biologische Bedeutung zur Selbsterhaltung des Individuums oder der Art (geschlechtliche Reflexe) besitzen. Infolgedessen gewinnt die Betrachtung der Natur, Intensität und Dauer der peripheren Reize eine wesentliche Bedeutung für die Lehre vom Zustandekommen der verschiedenen reflektorischen Handlungen eines Tieres.

So kann man eine erste Einteilung der Reflexe lediglich auf Grund der den Reizen zukommenden biologischen Eigenschaften durchführen. Eine solche Einteilung ist etwa die folgende:

I. Es sind zwei Haupttypen von Reflexen zunächst voneinander zu trennen:

A. Die eine Kategorie wird von Reflexhandlungen dargestellt, die durch schädigende oder belästigende peripherische Reize (thermische, chemische, elektrische, mechanische, wenn sie einen gewissen Intensitätsgrad erreichen). hervorgerufen werden, und welche von besonderen Nervenenden und besonderen Nervenfasern in Schmerzerregungen umgewandelt und als solche geleitet werden (vgl. oben p. 4 u. 7).

Hierher gehören alle sog. Schutz- oder Verteidigungsreflexe, die bezwecken, das Individuum der vorhandenen Gefahr der gänzlichen oder teilweisen Vernichtung seines Daseins direkt zu entziehen. Folgende Merkmale der hierher gehörenden Reflexbewegungen sind zwar aus einem analytischen Studium der Reflexe besonders des Rückenmarksfrosches gewonnen, sie besitzen jedoch im wesentlichen eine allgemeine Gültigkeit.

Der Umfang und das Wesen der Reflexbewegungen steht in Zusammenhang mit der Stärke und Dauer der angebrachten Reize, und zwar:

a) wenn die Reize schwach und kurzdauernd sind, so erstrebt der Reflex den vom schädlichen Reiz betroffenen Hautort von ihm zu entfernen;

b) wenn die Reize stark oder langdauernd sind, dann folgen den verhältnismäßig einfachen vorangehenden Reflexbewegungen kompliziertere und umfangreichere Reflexerscheinungen, die direkt dahin streben, die schädliche Reizquelle aktiv vom Körper zu entfernen.

B. Die zweite Kategorie von Reflexhandlungen wird von denjenigen Reizen ausgelöst, die man im Gegensatz zu den vorangehenden als nützlich oder die Lebensvorgänge begünstigend (fördernd) bezeichnen kann. Die hierher gehörenden Reflexe dienen direkt zur Verwirklichung aller Hauptlebensbedingungen (Verschaffung und Verarbeitung der Nahrung, Atmung, Fortpflanzung etc.). Sie zeigen so mannigfaltige, von Fall zu Fall wechselnde Merkmale, daß sie keine allgemein gültige Anordnung zulassen. Sie bilden eben jenes großes Reich von einzelnen Reflexen, deren jedes Tier fähig ist.

Es gibt jedoch noch andere Gesichtspunkte, nach denen die verschiedenen von einem Tier dargebotenen Reflexerscheinungen geordnet werden können.

II. So können sie z. B. nach dem Wesen der durch dieselben in Tätigkeit versetzten Erfolgsorgane etwa folgendermaßen eingeteilt werden:

A. Muskelreflexe, deren Effekte in Bewegungen, also in mechanischen Wirkungen bestehen.

B. Drüsenreflexe, welche Sekretionen bestimmter chemischer Stoffe bewirken.

Zu diesen zwei bekannteren und weitverbreiteten Reflexklassen können noch die folgenden im Tierreich minder verbreiteten hinzugefügt werden:

C. Nesselkapselreflexe, welche bei den Cölenteraten vorkommen, und die gewissermaßen den Zweck und die Wirkungen der beiden vorangehenden Reflextypen vereinigen.

D. Reflektorische Entladungen der elektrischen Organe einiger Fische.

Die in diese vier Hauptgruppen gehörenden Reflextypen können andererseits sowohl in die erste wie in die zweite Klasse der vorangehenden ersten Einteilung eingereiht werden, was auch von den folgenden Einteilungen gilt.

III. Ein drittes Unterscheidungsmerkmal, auf Grund dessen eine andere Einteilung der Reflexe vorgenommen werden kann, liegt in den verschiedenen Sinnesorganen (Rezeptoren), deren Erregungen die Reflexe auslösen. Man erhält dann ebensoviele Reflexklassen, als Sinnesorgane bei einer gegebenen Tierart vorhanden und tätig sind.

IV. Auch ein viertes Unterscheidungsmerkmal gibt Anlaß zu einer weiteren Einteilung der Reflexe und findet auch vielfach Verwendung. Das ist der Ort und der Abschnitt des Zentralnervensystems, dessen Tätigkeit die verschiedenen Reflexe vermittelt. Eine derartige Einteilung findet man gewöhnlich in der Menschenphysiologie und Menschenneurologie, wo man von Rückenmarks- (spinalen), Kopfmarks- (bulbären) und Gehirn- (cerebralen) Reflexen spricht.

Demgemäß können, wie es in den drei letztgenannten Einteilungen der Fall ist, alle drei Hauptbestandteile, die den typischen Reflexbogen zusammensetzen, Grundlagen zu einer Einteilung der Reflexe liefern.

Da jedoch die erste Einteilung auf den wesentlichen allgemeinsten Aufgaben des Nervensystems beruht, so erscheint es behufs eines leichteren Verständnisses der bei den verschiedenen Tieren obwaltenden Verhältnisse zweckmäßig, die Darstellung des Reflexlebens hauptsächlich nach dieser zu richten.

Außerdem können aber auch die Reflexe in einfache und in zusammengesetzte (mehr minder komplizierte) Reflexe eingeteilt werden, je nachdem sie bloß eine Gruppe oder aber mehrere räumlich voneinander getrennte und zeitlich nacheinander in Aktion tretende Gruppen von Erfolgsorganen in Mitleidenschaft ziehen.

D. Beziehungen zwischen Psychologie und Physiologie des Nervensystems.

Daß für gewöhnlich dem Nervensystem neben der Reflex- und automatischen Tätigkeit noch die psychische Tätigkeit zugeschrieben

wird, die in der Großhirnrinde des Menschen ihren höchsten Entwicklungsgrad erreicht, haben wir schon oben erwähnt. Der Beweisführung liegt hier, zum Unterschiede von allen übrigen Fällen, ein Analogieschluß zugrunde; denn psychische Erscheinungen können ihrem Wesen nach nur subjektiv, in uns selbst, wahrgenommen werden.

Im folgenden wird nicht beabsichtigt, die verschiedenen Versuche zu erörtern, die zur Lösung der schwierigsten Frage nach dem Verhältnis von Leib und Seele seitens von Physiologen und Psychologen seit alten Zeiten unternommen wurden. Es soll nur versucht werden, unsere Stellung zu dieser Frage in wenigen Worten klarzulegen. Zur Begründung dieses Versuches sei hervorgehoben, daß gerade bei einer Anzahl moderner Ausführungen, die dahin zielen, das Verhältnis des Physischen zum Psychischen klarzulegen, leider der Umstand hervortritt, daß die nicht psychologisch gebildeten Biologen (namentlich diejenigen, die sich dabei nur auf morphologische Befunde und Kenntnisse beziehen) der Gefahr ausgesetzt sind, völlig unhaltbare Vorstellungen und Anschauungen auszuspinnen.

Werden Physiologie und Psychologie von dem gewöhnlichen Standpunkt der praktischen Logik der physikalischen Naturwissenschaften betrachtet, so erscheinen sie als durchaus getrennte und unabhängige Wissensgebiete, jede mit ihrem eigenen Forschungsfeld und Forschungsmethoden. Infolgedessen kann man immer noch, ja heute noch mehr als je, berechtigterweise der Ansicht sein, daß es eine reine Physiologie des Nervensystems ohne Psychologie, als selbständige Wissenschaft, geben kann. Die Probleme, die unter Anwendung derselben Forschungsmethode, die in der Physik und Chemie angewendet werden, bei der objektiven Beobachtung der lebenden Organismen entstehen, erscheinen prinzipiell auch durch dieselben Grundbegriffe mechanisch lösbar, die in den genannten Naturwissenschaften Verwendung finden, namentlich durch die Gesetze der Stoff- und Krafterhaltung.

Darin bestünde eben die wesentliche Aufgabe der Physiologie des Nervensystems als objektiver Naturwissenschaft. Sie sollte die objektiven, d. h. durch unsere Sinnesorgane wahrgenommenen Lebenserscheinungen des Nervensystems der verschiedenen Tiere zunächst beschreiben und charakterisieren, hierauf die diese Lebenserscheinungen beeinflussenden äußeren und inneren Bedingungen feststellen, um schließlich die Lebensvorgänge logisch (d. h. mechanisch) zu rekonstruieren. In einer derartigen Verkettung von Ursachen und Folgen sollte es keine von den psychischen Erscheinungen auszufüllende Lücke geben, wenn man in die zu erklärende Erscheinungswelt kein psychisches Phänomen einschließt. Der letzteren logischen Forderung wird aber in den konkreten Fällen fast nie Rechnung getragen, da man die größte Neigung hat, psychische Begriffe und Erscheinungen mitheranzuziehen.

Hierdurch wird natürlich die Realität und die überaus große Wichtigkeit der psychischen Erscheinungen gar nicht geleugnet oder irgendwie präjudiziert. Sie stellen eben eine andere Welt dar, deren Erforschung der Psychologie zukommt. Da das wesentliche Unterscheidungsmerkmal dieser psychischen Welt eben darin besteht, nur subjektiv wahrgenommen zu werden, muß ihre Forschungsmethode eine introspektive sein. Ob auch für diese Erscheinungswelt dieselben logischen Gesetze gelten, die in den objektiven Naturwissenschaften

angewendet werden, scheint fraglich. Dies ist jedoch eine Frage, die in das Gebiet der Psychologie gehört und uns hier nicht weiter beschäftigen kann.

Diese Auseinandersetzung ist jedoch nicht imstande, jene innigen Beziehungen wegzuschaffen oder irgendwie zu erklären, welche zweifellos zwischen den physikalisch-chemischen Zuständen des Gehirns und den Seelenerscheinungen funktionell bestehen. Zur Lösung und zur Präzisierung dieses Zusammenhanges wurden bekanntlich sowohl von Philosophen wie von Physiologen verschiedenartige Anschauungen geäußert, die jedoch das Problem noch nicht gelöst haben. Es ist die Aufgabe der Erkenntnistheorie, diesen Zusammenhang klarzulegen. Mit der Aufstellung dieser Frage verläßt man aber bereits den bescheidenen Standpunkt der reinen Physiologie als objektiver Naturwissenschaft, indem man die beiden Erscheinungswelten, die der objektiven und die der subjektiven, von einem höheren philosophischen (metaphysischen) Standpunkt gemeinsam betrachtet. Auf diesem Wege gelangt man zu einer philosophischen Weltanschauung. Es kann aber wiederum nicht die Aufgabe der reinen Physiologen sein, sich auf derartige Spekulationen einzulassen.

Von den Psychologen, die in der letzten Zeit die vorliegenden Probleme in einer annehmbaren Weise und möglichst allseitig behandelt haben, sei hier besonders H. Höffding (8) erwähnt.

Ehe wir jedoch dieses schwierige Gebiet verlassen, sei noch ein Umstand hervorgehoben, der wiederum die innigen Beziehungen der psychischen Welt mit der Erscheinungswelt der Funktionen des Nervensystems demonstriert. Es kann nicht geleugnet werden, daß zur Beschreibung und zur Erkenntnis sowie zu einer gewissen annähernden, zuweilen relativ befriedigenden Erklärung der an Tieren beobachteten Lebenserscheinungen im Gebiete des Nervensystems die an uns selbst innerlich beobachteten und in ihren psychischen Elementen doch leicht zerlegbaren Erscheinungen herangezogen werden können. Ja, es kann auch mit einem gewissen Recht die Annahme gemacht werden, daß unsere rein physiologischen Fragen bezüglich der verschiedenen Funktionen des Tiernervensystems primär einen rein subjektiven Ursprung haben. Wir wären z. B. nie zur Erkenntnis und zur Erörterung eines Gesichtssinnes bei den Tieren gelangt, wenn wir nie gesehen hätten. Andererseits erlangen die Beweise für die Existenz oder den Einfluß der verschiedenen Bedingungen der Tätigkeit des Nervensystems eine besondere Evidenz, wenn sie sich an uns selbst äußern, wie z. B. bei der Atemnot, der Ermüdung, dem Hunger, dem Geschlechtstrieb, dem Ekel und dergleichen anderen Seelen- und Körperzuständen.

Von dem objektiven Standpunkt der Physiologie müssen jedoch die aus derartigen Analogieschlüssen gefolgerten Anschauungen, ehe sie ohne weiteres für die Tiere angenommen, sozusagen objektiviert werden, scharf dahin geprüft werden, ob sie in sich nicht etwa psychologische Elemente untrennbar einschließen, die dann ihrem Wesen nach jeglicher mechanischer Lösung widerstreben.

Durch die Leichtigkeit und Bequemlichkeit, mit denen man die verwickelten Erscheinungen und Vorgänge des tierischen Nervensystems unter Anwendung von ohne weiteres der Psychologie entnommenen Bezeichnungen beschreiben und definieren kann, läßt man sich ja leicht

verleiten, vom mechanischen Gesichtspunkt unhaltbare Anschauungen aufzustellen, von vornherein unlösbare Scheinfragen aufzuwerfen und dieselben mit zweckloser Mühe und unnützem Zeitverlust zu behandeln.

E. Wann kann die Frage nach der physiologischen Funktion des Nervensystems als gelöst betrachtet werden?

Aus dem Gesagten ergibt sich leicht, wie die Antwort auf die obenstehende Frage formuliert werden muß. Wenn diese hier noch ausdrücklich hervorgehoben wird, so hat dies darin seinen Grund, daß sie zugleich noch den logischen Uebergang zu dem folgenden Abschnitt über die allgemeine methodische Behandlung des uns beschäftigenden Problems bildet.

Ein Problem lösen heißt ein Problem befriedigend erklären, d. h. einen komplizierteren, in seinem inneren Zusammenhang nicht übersichtlichen Komplex von Erscheinungen in seine wesentlichen Elemente derart zerlegen, daß sie dann in ihrer ursächlichen (d. h. konditionellen) Verknüpfung und Verkettung lückenlos verfolgt und beschrieben werden können. Demnach besteht jeglicher Lösungsversuch eines Problems in einer ersten Aufgabe der Zerlegung (Analyse), damit alle notwendigen und ausreichenden seinen Inhalt bildenden Bestandteile bekannt werden, und dann in einer zweiten Aufgabe der Rekonstruktion (Synthese) der Vorgänge, die aber erst dann möglich ist, wenn die erste Aufgabe tatsächlich erschöpft ist. Zur Fragestellung gehört noch als Vorbedingung die Beschreibung und die Kennzeichnung der Erscheinungskomplexe (Gegenstand), an denen dann die Analyse und eventuell die Synthese vorgenommen wird.

Auf unser Thema übertragen, dürfte demnach die Frage nach der physiologischen Funktion des Nervensystems der Tiere als beantwortet betrachtet werden, wenn es gelingt, die folgenden einzelnen Aufgaben zu lösen:

1) Die Erscheinungskomplexe der Funktionen des Nervensystems sind zunächst durch eine möglichst genaue und erschöpfende Beobachtung in ihren Haupteigenschaften und Kennzeichen zu beschreiben.

2) Dieselben Erscheinungskomplexe sind dann auf das mechanische ursächliche Wechselspiel ihrer wesentlichen Elemente zurückzuführen, indem zuerst diese Elemente einzeln festgestellt, und dann ihre Verknüpfung und ihr Zusammenwirken zurückverfolgt werden.

Hier entsteht die Frage, welcher Natur diese den Lebenserscheinungen des Nervensystems zugrunde zu legenden Elemente sind. Geht man von dem Gesichtspunkt aus, daß die Physiologie zu den objektiven experimentellen Naturwissenschaften (Chemie und Physik) gehört, so kann die Antwort auf diese Frage nicht anders lauten, als daß es prinzipiell dieselben Elemente sein müssen, auf deren Mechanik, d. h. ursächlichen Zusammenhang, die genannten Naturwissenschaften ihre Erscheinungskomplexe zurückzuführen streben.

F. Die Methoden der Experimentalforschung.

1) Die erste zu lösende Frage (Vorfrage) ist die nach dem Vorhandensein (Gegenwart) eines Nervensystems.

Diese Frage kann methodisch in zweifacher Weise behandelt und beantwortet werden: a) durch anatomische (morphologische) und b) durch physiologische Untersuchung.

Allen beiden Forschungsmethoden liegt das Prinzip zugrunde, die spezifischen objektiven Eigenschaften des Nervensystems im fraglichen Fall nachzuweisen. Durch die erste (morphologische) Methode sucht man aus den Bau- und Gestaltsmerkmalen der Zellgebilde (Ganglienzellen und Nervenfasern) die Natur der erforschten Gebilde zu erschließen. Eine recht wichtige und fruchtbare Hilfe verdankt die heutige morphologische Forschung des Nervensystems dem Umstand, daß sich die nervösen Zellgebilde durch Anwendung von besonderen Tinktionsmitteln oder gewissen Reagentien der Mikrotechnik von den übrigen histologischen Gewebsbestandteilen elektiv scheiden lassen.

Diese mikroskopische Forschungsmethode findet gerade in der vergleichenden Morphologie und Physiologie des Nervensystems ihre besondere Anwendung, da gerade hier, wie wir sehen werden, und zwar bei den niedersten Tierformen (z. B. Cölenteraten), die Frage nach der Gegenwart eines von den übrigen Geweben besonders differenzierten Nervensystems gar nicht so leicht zu beantworten ist, wie es z. B. bei anderen höheren Tierformen der Fall ist, bei denen Ansammlungen von Nervenelementen im Tierkörper auch makroskopisch immer erkennbar sind.

Auch rein physiologisch kann aber die Frage behandelt werden, indem man nämlich festzustellen sucht, ob spezifische funktionelle Eigenschaften des Nervensystems im gegebenen Falle vorliegen. Tatsächlich werden wir sehen, daß auch diese Methode, obwohl in bescheidenerem Ausmaße als die vorangehende, mit Erfolg angewendet wurde.

2) Ist die Gegenwart eines Nervensystems festgestellt, so entsteht dann die weitere Aufgabe, zunächst seine Eigenschaften, d. h. die Erscheinungen, welche durch seine Tätigkeit erzeugt werden, zu beobachten und erschöpfend festzustellen.

Da die Tätigkeitserscheinungen des Nervensystems hauptsächlich (wenn nicht ausschließlich) in Reflexen bestehen, so muß man zur Erfüllung dieser zweiten Aufgabe die Funktionen des Nervensystems der verschiedenen Tiere, ihre sämtlichen reflektorischen Erscheinungen und Handlungen kennen lernen und logisch studieren. Da ferner die Reflexe meist als zweckmäßige Reaktionen des Organismus auf die verschiedenen, durch die einzelnen Sinnesorgane aufgenommenen und in Erregungen umgewandelten Einwirkungen (Reize) der Außenwelt aufzufasssen sind, so ergibt sich daraus von selbst die logische Notwendigkeit, die einzelnen Tiere in Zusammenhang mit ihrer entsprechenden normalen und von Tier zu Tier wechselnden Umgebung bei der Erfüllung dieser Aufgabe zu untersuchen.

Der Umstand, daß diese logische Forderung mehrfach vernachlässigt wurde, stellt (wie wir des öfteren im Laufe dieser Schrift

sehen werden) den Grund für die Unhaltbarkeit mancher in der vergleichenden Physiologie des Nervensystems ausgesprochenen Anschauungen dar. Denn die betreffenden Forscher übertrugen willkürlich in das Gebiet der Funktionen des Nervensystems niederer Tiere die ihnen aus der Beobachtung der Reflexe der Wirbeltiere oder gar aus Selbstbeobachtung bekannten Erscheinungen und suchten dann deren Eigenschaften experimentell an den niederen Tieren festzustellen, ohne zuerst genau zu prüfen, ob ihre Voraussetzung tatsächlich begründet war. Hierzu wurden sie durch die ja unter gewissen Umständen berechtigte Betrachtung veranlaßt, daß die elementaren Fragen des Nervensystems bei niederen Tieren (Wirbellosen) der experimentellen Lösung leichter zugänglich sind, als bei den höheren Wirbeltieren.

Bei der tatsächlichen Durchführung dieser Aufgabe muß man offenbar vor allem den Zusammenhang zwischen den verschiedenen normalen Reizwirkungen der Umgebung und der Entstehung der entsprechenden Reflexe klarzulegen suchen. Daraus ergibt sich die weitere Forderung, tunlichst an unversehrten und unter möglichst normalen Lebensbedingungen gehaltenen Tieren die Beobachtungen anzustellen, was auch besagen will, daß man die verschiedenen Reize in adäquater Weise auf die verschiedenen Sinnesorgane einwirken lassen muß. Denn es versteht sich von selbst, daß, wenn man künstliche inadäquate Reizungen statt auf die peripheren Nervenendigungen, d. h. Sinnesorgane (welche, wie oben gesagt, die normalen Organe darstellen, die zur Aufnahme und Umwandlung der Reize bestimmt sind), auf den afferenten Nerven selbst wirken läßt, man überhaupt keine koordinierten Reflexerscheinungen erzielen kann. Denn dadurch wird ein integrierender Bestandteil des Reflexorgans künstlich ausgeschaltet (1).

3) Sind die Tätigkeitserscheinungen des Nervensystems in ihren äußeren Merkmalen bekannt, so entsteht dann (und zwar erst dann) die weitere Aufgabe der analytischen Erforschung. Durch diese sind die einzelnen Bedingungen festzustellen, deren Verwirklichung für das Zustandekommen der Reflexe notwendig ist.

Diese Zergliederung der einzelnen Faktoren kann nach verschiedenen Richtungen unternommen werden, gemäß dem Umstand, daß bei den Lebensvorgängen im allgemeinen, bei denjenigen des Nervensystems aber ganz besonders das Zusammenwirken mehrerer Faktoren zugleich erfolgt.

a) Eine der bisher am häufigsten durchgeführten derartigen analytischen Untersuchungen über die Funktionen des Nervensystems besteht in der experimentellen Feststellung, an welche morphologischen Teile des Nervensystems die betreffenden Reflexe oder Tätigkeitserscheinungen im wesentlichen gebunden sind. Durch die Lösung dieser Frage kommt man hauptsächlich zur Erkenntnis der an verschiedenen Stellen gelegenen, das gesamte Zentralnervensystem zusammensetzenden Zentren.

Zur experimentellen Lösung dieser Frage bedient man sich wesentlich zweier verschiedener Methoden: der Ausschaltungs- und der Reizungsmethode.

Der Ausschaltungsmethode liegt der Gedanke zugrunde, dadurch zur Erkenntnis der speziellen Bedeutung des betreffenden Teiles des Nervensystems zu gelangen, daß man die Ausfallserscheinungen feststellt, die nach Entfernung oder Zerstörung oder irgendwie herbeigeführter Ausschaltung des betreffenden Teiles im Gesamtbild der Funktionen auftreten. Diese Ausfallserscheinungen werden dann der Tätigkeit des ausgeschalteten Teiles zugeschrieben. Hierher gehören alle bisher in so ausgedehntem Maße auf dem Gebiete des Zentralnervensystems der Wirbeltiere ausgeführten vivisektorischen Durchschneidungs- und Exstirpationsversuche. Auch bei den Wirbellosen hat man sich oft derselben Methode bedient. Doch kann man hier wegen der geringeren Größe und Dimensionen der einzelnen Teile des Nervensystems kaum so große Erfolge erzielen wie bei den Wirbeltieren. Zur Abtragung der Kopfganglien einiger Wirbellosen z. B. schneidet man einfach den ganzen Kopf ab.

Bei der theoretischen Bewertung der unter Anwendung dieser Methode erzielten Ergebnisse muß man freilich eine scharfe Kritik üben, besonders um die wirklich den abgetragenen Teilen des Nervensystems zugehörenden Ausfallserscheinungen von den Nebenerscheinungen zu sondern. Dies stellt keine so leichte Aufgabe dar, wenn man erwägt, wie innig die einzelnen Bestandteile des Nervensystems miteinander verknüpft sind. Es gibt fast gar keinen einzigen Teil, dessen Abtragung oder Ausschaltung nicht zu gleicher Zeit notwendigerweise Aenderungen in weit- oder naheliegenden Teilen nach sich zieht, die man eigentlich schonen will.

Die Methode der künstlichen Reizung beruht auf dem Prinzipe, daß die verschiedenen Bestandteile des Nervensystems durch künstliche Reize (besonders kommen hier bekanntlich die elektrischen Reize in Betracht) erregbar sind, d. h. in ihren eigenen Tätigkeitszustand versetzt werden[1]). Die dadurch zutage tretenden Erregungserscheinungen werden dann den betreffenden gereizten Gebilden zugeschrieben. Dieses Verfahren sucht also mit anderen Worten gewissermaßen das positive Bild der Leistungen eines gegebenen Abschnittes des Nervensystems zu verschaffen, im Gegensatz und zur Ergänzung des Ausschaltungsverfahrens, welches sozusagen ein negatives Bild derselben Leistungen zu gewinnen bezweckt.

Auch die theoretische Bewertung der mittels der Reizungsmethode

1) Daß hier den künstlichen inadäquaten Reizen eine methodische durchaus wichtige Bedeutung zukommt, brauche ich kaum hervorzuheben. Wenn also ihre Anwendung bei der Behandlung der vorangehenden zweiten Aufgabe (vgl. p. 16) als unzulässig erschien, so ist sie hier, wo es sich gerade um eine Analyse der komplizierten Funktionserscheinungen handelt, nicht bloß zulässig, sondern geboten. Diese verschiedene Einschätzung der Anwendung künstlicher Reize im Gebiete des Nervensystems habe ich übrigens schon an anderer Stelle (1) ausdrücklich hervorgehoben. In der Tat fügte ich der Bemerkung, daß die Anbringung inadäquater Reize nach künstlicher Ausschaltung der Sinnesorgane direkt auf afferente Nervenstämme zu keinen koordinierten Reflexbewegungen führen dürfte, folgendes hinzu: „Die Methode ist hingegen richtig und fruchtbar . . ., wenn man die Tätigkeit des Zentralnervensystems, d. h. die Eigenschaften eines Teiles des Reflexorgans, also den Reflexvorgang selbst analytisch untersuchen will.“ Der Vorwurf, den mir vor kurzer Zeit O. Langendorff (9) machte, daß ich nämlich behauptet hätte, „daß ein erfolgreiches Studium der Reflexe sich auf die adäquate Reizung der Haut und der Schleimhäute zu beschränken habe“, war also unbegründet.

gewonnenen Ergebnisse erfordert eine weitgehende kritische Behandlung. In dieser Hinsicht ist niemals zu vergessen, daß die dabei auftretenden Tätigkeitserscheinungen lediglich durch die Einwirkung künstlicher, d. h. inadäquater Reize erfolgen. Da man aber nicht ohne weiteres zur Annahme berechtigt ist, daß diese künstlichen Reize den natürlichen, d. h. im Nervensystem normalerweise wirklich wirkenden Reizen gleichzustellen sind, so kann es fraglich erscheinen, ob sich die durch die erstere Reizung entstehenden Tätigkeitserscheinungen tatsächlich mit den normalerweise entstehenden decken.

Gewöhnlich wird allerdings auf eine derartige Frage im bejahenden Sinne geantwortet auf Grund des von Joh. Müller aufgestellten Gesetzes der spezifischen Energie der lebendigen Materie, welches besagt, daß diese auf die verschiedensten Reize hin in einer und derselben, d. h. ihr eigenen Weise reagiert. Das Gesetz wurde von Joh. Müller zwar für die Sinnesorgane aufgestellt, doch seitdem mehr weniger auf sämtliche reizbare lebendige Materie ausgedehnt.

Dasselbe scheint jedoch gewissen wichtigen Einschränkungen zu unterliegen, die ich hier kurz erwähnen möchte. Zunächst ist an die Möglichkeit zu denken, daß es nervöse Gebilde geben kann, welche auf solche künstlichen Reize überhaupt nicht ansprechen. So war eine Zeitlang die Ansicht verbreitet, daß die Zentren der Cerebrospinalachse der Wirbeltiere überhaupt nicht durch künstliche Reize erregbar sind. Neuerdings wurde jedoch, wenigstens bezüglich der am Rücken- und Kopfmark der Amphibien angestellten Versuche, nachzuweisen gesucht (3), daß eine derartige Annahme auf technische Fehler der von den früheren Forschern angewendeten Forschungsmethoden zurückzuführen ist.

Immerhin besteht dabei die größte Schwierigkeit in dem Umstand, die Reizeffekte objektiv festzustellen und zu erkennen. Soweit es sich um motorische, d. h. Muskelkontraktionen hervorrufende Tätigkeitserscheinungen (auf deren Beobachtung sich allerdings bisher die Forschung beschränkt hatte) handelt, besteht diese Schwierigkeit kaum. Doch wissen wir heutzutage, daß die Leistungen des Nervensystems sich zweifellos gar nicht auf motorische oder sekretorische Wirkungen beschränken. Andersartige Erregungserscheinungen können wir jedoch bei dem heutigen Stande der Wissenschaft im Gebiet des Nervensystems kaum experimentell nachweisen. Die Weiterentwicklung und die Vervollkommnung in den Forschungsmethoden werden uns vielleicht künftighin in den Stand setzen, auch andersartige (namentlich kommen hier sensorische Erregungserscheinungen in Betracht) durch künstliche Reizung (z. B. der bisher als unerregbar erscheinenden weiten Gegenden der Hirnrinde der Wirbeltiere) ausgelöste Erregungen objektiv zu erkennen und festzustellen.

Der Wert und die Fruchtbarkeit der Reizungsmethode läßt sich am besten an der Hand der bisher an peripheren (motorischen) Nervenstämmen unter Anwendung dieser Methode erzielten Ergebnisse nachweisen. An diesem Abschnitt des Nervensystems konnte man fast allein dank dieser Methode die verschiedenen Grundeigenschaften der Entstehung und der Fortleitung der Nervenerregung feststellen.

Doch ist auch bezüglich der Nervenstämme nicht die Möglichkeit

aus dem Auge zu verlieren, daß es so weit spezifisch differenzierte Nervenbahnen geben kann, die durch künstliche Reize überhaupt nicht erregbar sind. Ein Beispiel dieses exzeptionellen Verhaltens scheint nach den neueren Versuchsergebnissen des Augenarztes Calderaro (5) beim Opticus vorzuliegen. An 6 Fällen chirurgischer Abtragung des Auges am Menschen gelang ihm festzustellen, daß irgendwelche inadäquate künstliche (mechanische, elektrische, chemische) Reizungen, direkt an dem (noch mit dem Augapfel verbundenen) Sehnerven oder an dessen Stumpf (nach erfolgter Exstirpation des Auges) angebracht, nicht imstande sind, irgendwelche Lichtempfindungen auszulösen, obwohl sie fast immer Schmerzempfindungen hervorriefen.

Alle beiden bisher erörterten analytischen Forschungsmethoden haben das eine gemeinsam, daß man durch ihre Anwendung das gesamte Nervensystem in morphologische Bestandteile zu zergliedern vermag, die miteinander mehr oder weniger gleichwertig sind, da man gewöhnlich voraussetzt, daß in ihnen prinzipiell die gleichen Grundvorgänge sich abspielen. So gelangte man dadurch z. B. in bezug auf das Nervensystem der Wirbeltiere zu der Anschauung, daß es sich aus einer Reihe bestimmter Zentren und Nervenbahnen zusammensetzt, welche sich voneinander nur dadurch unterscheiden, daß sie mit verschiedenen peripheren (bezw. zentralen) Organen verknüpft sind. Ein jedes derselben schließt aber weiter alle die wesentlichen Eigenschaften des Nervensystems unaufgeklärt in sich ein. Die Frage nach dem Wesen dieser Vorgänge sind offenbar durch die Anwendung der beiden oben genannten Methoden kaum berührt, sie geht vielmehr auf die einzelnen morphologischen Bestandteile des Nervensystems ungelöst über.

b) Zu einer tieferen Zerlegung und zu einer feineren Differenzierung der verschiedenen Bestandteile des Nervensystems hat sich jedoch eine andere Methode als geeignet erwiesen, die den obigen Methoden der Ausschaltung sowie der Reizung direkt angereiht werden kann. Diese Methode beruht auf der elektiven Wirkung einiger Gifte, welche die Eigenschaft haben, bei gewissen Dosen nur einzelne Bestandteile des Nervensystems zu affizieren. Ihre Wirkung kann je nachdem eine lähmende oder eine erregende sein. Das erste und wohl allgemein bekannte Beispiel dieser Art ist die lähmende Wirkung des Kurare, auf Grund deren Cl. Bernard und v. Kölliker zur Feststellung selbständiger, zwischen den motorischen Nervenfasern und den Muskelelementen eingeschalteter Elemente gelangten. Seitdem sind aber mehrere solche elektiv wirkende Gifte bekannt geworden, wie z. B. das Atropin, welches auf die Endorgane der sekretorischen Nervenfasern ebenfalls lähmend wirkt. Es gibt ferner Gifte, welche elektiv auf die Nervenfasern oder auf bestimmte Zentren einwirken. Beispiele dieser Art Gifte werden vom Stovain für die Nervenfasern (vgl. oben p. 7, und Santesson, 13), vom Nikotin für bestimmte Ganglienelemente des Sympathicussystems (10) geliefert. Hierher gehört schließlich auch die Methode der Differenzierung verschiedener (motorischer und sensibler) Elemente der Zentren, welche auf der erregenden Wirkung des Strychnins und gewisser Phenolderivate basiert (1).

c) Eine noch weiter gehende Zergliederung der Einzelfaktoren, die zum Zustandekommen der funktionellen Er-

scheinungen des Nervensystems wesentlich beitragen, bezwecken die Methoden, die die chemischen und energetischen Vorgänge im Nervensystem zu analysieren suchen. Ja, nur von den durch die Anwendung dieser Methoden erzielten Ergebnissen kann erwartet werden, daß die Grundfragen der Funktion des Nervensystems, d. h. die Zurückführung der Lebenserscheinungen des Nervensystems auf die Elemente der Physik und der Chemie vom Standpunkte der Gesetze der Stoff- und der Krafterhaltung, gelöst werden.

Ueber das Wesen der Nervenenergie (oder des Nervenprinzips) wissen wir vorläufig nichts Genaues; doch wird mit einer gewissen Berechtigung angenommen, daß ihr die chemische Energie als Quelle dient, wie es auch sonst bei den übrigen Lebensvorgängen der Fall ist.

Was man aber in dieser Richtung bisher über den Stoff- und Kraftwechsel des Nervensystems erfahren hat, ist leider wenig. Hier sind vor allem die Untersuchungen über die Bedeutung des Sauerstoffes etc. zu erwähnen, die am Nerven und am Zentralnervensystem namentlich der Amphibien von Verworn und seinen Schülern angestellt wurden.

4) Nachdem man durch Anwendung der vorangehenden analytischen Methoden zur Erkenntnis der wesentlichen Einzelfaktoren, deren Zusammenwirken die nervösen funktionellen Erscheinungen bedingt, gelangt ist, entsteht schließlich die Aufgabe, an der Hand der so gewonnenen Daten die Gesamtvorgänge zu rekonstruieren (Synthese).

Vorläufig ist jedoch eine derartige Aufgabe in befriedigender Weise deswegen unausführbar, weil wir lange noch nicht in den Besitz der notwendigen analytischen Daten gelangt sind. Dies ist der Grund, warum wir uns bei jedem synthetischen Versuch dieser Art mit Hypothesen behelfen müssen, die heuristischen Wert beanspruchen können (sog. Arbeitshypothesen).

Literatur.

1. **Baglioni, S.**, *Zur Analyse der Reflexfunktion, Wiesbaden 1907.*
2. — *Warum besitzen wir kein elektrisches Sinnesorgan? Naturw. Wochenschr., 1909; auch in: Riv. di Psicologia applicata, Anno 5 (1909) e Anno 6 (1910).*
3. — *L'eccitabilità diretta dei centri nervosi agli stimoli artificiali. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 10 (1909), p. 87—136.*
4. — *und* **Pilotti, G.**, *Ricerche neurologiche nella rachiostovainizzazione umana. Boll. d. R. Acc. med. di Roma, Anno 36 (1910); auch in: Ztbl. f. Physiol., Bd. 23, (1910).*
5. **Calderaro, S.**, *Ricerche sperimentali sulla eccitabilità del nervo ottico nell'uomo. Atti R. Acc. d. Sc. med. di Palermo, 1909.*
6. **Hafemann, M.**, *Erlischt das Leitungsvermögen motorischer und sensibler Froschnerven bei derselben Temperaturerhöhung? Pflügers Arch., Bd. 122 (1908), p. 484—500.*
7. **Hering, E.**, *Zur Theorie der Nerventätigkeit. Akad. Vortrag, Leipzig 1899.*
8. **Höffding, H.**, *Esquisse d'une Psychologie fondée sur l'expérience (französ. Ausgabe von L. Poitevin), Paris 1909.*
9. **Langendorff, O.**, *Untersuchungen über den Schluckreflex. Beitr. zur Physiol. und Pathol., herausg. von O. Weiss.*
10. **Langley, J. N.**, *Das sympathische und verwandte nervöse System der Wirbeltiere (autonomes nervöses System). Ergeb. d. Physiol., 2. Jahrg. (1903), 2. Abt. p. 818—872.*

11) **Pereles** *und* **Sachs**, *Ueber die Wirkung von Aether, Chloroform und Alkohol auf das Leitungsvermögen motorischer und sensibler Froschnerven. Pflügers Arch., Bd. 52.*

12. **Perroncito, A.**, *La rigenerazione dei nervi. Mem. d. R. Istituto Lombardo d. Sc. e Lett., Classe d. Sc. matem. e natur., Vol. 20 (1908), p. 293—370.*

13. **Santesson, C. G.**, *Ueber die Wirkung von Kokain und Stovain auf die Nervenfaser. Skandin. Arch. f. Physiol., Bd. 21 (1909), p. 35—54.*

14. **Sherrington, C. S.**, *The integrative action of the nervous system, London 1906.*

15. **Verworn, M.**, *Allgemeine Physiologie, 5. Aufl., Jena 1909.*

Physiologie des Nervensystems.

Von **S. Baglioni**, Rom.

Spezieller Teil.

I. Protozoen und Pflanzen.

Die Frage nach dem Vorhandensein eines Nervensystems bei Organismen, die nicht zu den Metazoen gehören, würde noch vor wenigen Jahren müßig erschienen sein. Heute ist indessen die Sachlage insofern geändert, als bei Protozoen, ja sogar bei Pflanzen Erscheinungen bekannt geworden sind, welche eine gewisse Aehnlichkeit mit jenen aufweisen, die wir der Tätigkeit des Nervensystems zuzuschreiben gewohnt sind.

Erinnern wir uns der in dem einleitenden Kapitel gegebenen Definition der funktionellen Hauptaufgabe des Nervensystems, so kann dies auch nicht sehr auffallend erscheinen. Denn jeder einzellige freilebende Organismus wie jede Pflanze stellt ein *einheitliches* Individuum dar, welches imstande sein muß, auf etwaige Einwirkungen der äußeren Umgebung (auch wenn sie nur auf einen Teil der Körperfläche beschränkt sind) mit passenden Reaktionen zu antworten, die auch von dem Reizort fernstehende Körperteile in Mitleidenschaft ziehen können. Es müssen also auch hier an der Oberfläche des Körpers die Reizwirkungen aufgenommen und umgesetzt, die dadurch entstehenden Erregungen innerhalb des Körpers geleitet und schließlich auf die Erfolgsorgane reflektiert werden. Tatsächlich wurden besonders in neuerer Zeit derartige Erscheinungen an Protozoen und an Pflanzen beschrieben, so daß die Frage berechtigt ist, ob auch diese Lebewesen mit einem Nervensystem versehen sind. Zur Beantwortung dieser Frage wollen wir zunächst die Protozoen betrachten.

A. Protozoen.

Es ist das Verdienst von Jennings (5, 6), namentlich an höher differenzierten Protozoen in ihrer Reizbeantwortung kompliziertere Erscheinungen und Eigenschaften, wie Zweckmäßigkeit, Reizgewöhnung,

Anpassung etc., also lauter Vorgänge nachgewiesen zu haben, die man sonst als funktionelle Eigenschaften des Nervensystems aufzufassen pflegt. Daraus könnte man folgern, daß schon den Protozoen ein Nervensystem zukommt. Daß ein kompliziert gebautes Protozoon, ebenso wie es über Myoide, Nesselkapseln und Trichocysten [also lauter Erfolgsorganellen, die den ähnlich funktionierenden Organen einer *Hydra*[1]) entsprechen] verfügt, auch Elemente besitzen kann, die zur Reizaufnahme und Reizumwandlung an der Körperoberfläche (also eine Art Sinnesorganellen) und weiter zur Erregungsübertragung und auch zur Erregungsumwandlung im Inneren des Zellprotoplasma dienen, ist beim heutigen Stand der Wissenschaft als sehr wahrscheinlich zu betrachten, ja sogar von vornherein zuzugeben.



Fig. 1. *Stentor coeruleus* Ehrb. mit Myophanen (grau) und „Neurophanen" (schwarz). (Nach Neresheimer aus Doflein.)

Wer sich jedoch die Aufgabe stellte, entscheidende Beweise der Gegenwart eines Nervensystems bei einigen höher differenzierten Protozoen vorzubringen, ist namentlich Neresheimer (9) gewesen.

Unter Anwendung bestimmter biologischer Methoden gelang es Neresheimer zunächst, in den „Zwischenstreifen" des *Stentor coeruleus* Organellen aufzufinden, „die man wohl mit großer Wahrscheinlichkeit, wenn auch nicht mit Gewißheit, als nervöse Protoplasmadifferenzierungen ansprechen kann".

Diese wären fibrillenartige Gebilde, die zwischen den Myophanen verlaufen und von ihm als Neurophane bezeichnet werden (Fig. 1). Sie unterscheiden sich von den Muskelfibrillen durch ihre verschiedene Färbbarkeit, ferner dadurch, daß sie nicht kontraktil sind, was aus ihrem Verhalten bei stark kontrahierten Tieren hervorgeht. „Während nämlich bei diesen die Muskelfibrillen, ihrer Funktion gemäß, sich verkürzt und, besonders im aboralen Körperdrittel, oft fast bis auf das Dreifache verdickt zeigen, bleiben die Neurophane ersichtlich stets gleich lang und gleich dick; im kontrahierten Tiere liegen sie schlaff und etwas geschlängelt über dem Myonem in dem Zwischenstreifen."

1) Vgl. das folgende Kapitel.

Die Neurophane kommen nicht bei allen Protozoen vor, sie sollen nur den höchstdifferenzierten eigen sein. So fand sie NERESHEIMER außer bei *Stentor* noch bei *Spirostomum ambiguum* vor, während er trotz wiederholter Versuche bei Vorticellinen (*Carchesium* und *Epistylis*) nichts dergleichen finden konnte.

NERESHEIMER erkannte, daß wohl die einzige Möglichkeit, seine Vermutung wahrscheinlich zu machen, daß es sich hier tatsächlich um nervöse Gebilde handele, in toxikologischen Experimenten lag. „Gelingt der Nachweis, daß gewisse Gifte, die bei Metazoen notorisch die Nerven affizieren, bei *Stentor* und *Spirostomum* im Gegensatz zu anderen Protozoen eine analoge Wirkung ausüben, so ist das Vorhandensein nervöser Organellen bei diesen hochdifferenzierten Ciliaten anzunehmen. Es wird dann mindestens sehr wahrscheinlich sein, daß die Träger der nervösen Funktion eben die bei anderen Ciliaten nicht nachzuweisenden Neurophane seien.“

Die angewandten Gifte waren: salzsaures Morphin, salpetersaures Strychnin, ferner Atropin, Akonitin, Coffein, Kurare, Bromnatrium, Physostigmin, Pikrotoxin, Nikotin.

Stentor und *Spirostomum* verhielten sich tatsächlich gegen diese Gifte verschieden von anderen Protozoen. Die meisten Gifte erzeugten eine Lähmung, ohne vorangehende Erhöhung der Reizbarkeit (ausgenommen bei der Coffeinwirkung).

Somit würden die untersuchten Agentien bei *Stentor* und *Spirostomum* durchgehend ebenso wie bei höheren Tieren wirksam sein, während die anderen Protozoen eine Beeinflussung durch die meisten dieser Gifte nicht erkennen lassen. Bromnatrium, Strychnin und Kurare, denen schon lange eine Plasmawirkung zugeschrieben wird, erweisen sich bei dauernder Einwirkung auch für *Amoeba* oder *Paramaecium* tödlich, während z. B. Morphin in 1-proz. Lösung diese Organismen durchaus nicht verändert, ebenso wie Nikotin.

NERESHEIMER faßt seine Versuchsergebnisse folgendermaßen zusammen:

„Wir haben durch die oft und sorgfältig wiederholten toxikologischen Versuche bei *Stentor coeruleus* und *Spirostomum ambiguum* zweifellos eine so auffallende Uebereinstimmung mit den Wirkungen auf die Nerven höher organisierter Tiere festgestellt, daß wir wohl unbedingt das Vorhandensein nervöser Organellen bei diesen Tieren annehmen müssen. Diese Organellen sind nicht identisch mit den Myophanen. Sicherlich existieren derartige sensible Differenzierungen, vielleicht auch besondere motorische. Auf die Wimperbewegung scheinen diese Elemente keinen Einfluß auszuüben, sondern nur auf die Bewegung der Myoneme. Mit Wahrscheinlichkeit läßt sich annehmen, daß die nervösen Funktionen von den ‚Neurophanen‘ versehen werden, die ich bei *Stentor* und *Spirostomum* auffand und in ihrem Verlauf bei *Stentor coeruleus* genauer verfolgen konnte.“

SCHUBERG hat andererseits verschiedentlich (12, 13), allerdings sehr vorsichtig, die Vermutung ausgesprochen, daß die faserförmigen Gebilde, welche bei *Stentor coeruleus*, *Paramaecium caudatum* und *Frontonia leucas* an den Basalabschnitten zur Beobachtung kommen, möglicherweise zur Vermittelung der Koordination der Wimperbewegung dienen, also ähnlich wie die Nervenelemente bei den höheren Tieren.

Schließlich dürfte es noch von Interesse sein, zu erwähnen, was

einer der besten Protozoenkenner, F. Doflein (2), neuerdings diesbezüglich geschrieben hat:

„Es erhebt sich zunächst die Frage, ob wir bei Protozoen keinerlei Reizerscheinungen kennen, welche den bei höheren Tieren untersuchten an die Seite zu stellen sind, bei denen das Charakteristische des Vorganges darin besteht, daß durch eine relativ geringe Aenderung in der Umgebung ein fertiger Mechanismus ausgelöst wird, so daß ein plötzlicher relativ bedeutender Effekt an dem Organismus erfolgt.

„Während im allgemeinen bei Plasmodromen solche Vorgänge nicht bekannt sind, scheinen die komplizierter gebauten Ciliophoren die nötigen morphologischen Grundlagen zu solchen Phänomenen zu bieten. Reizleitung ist ja eine allgemeine Eigenschaft des Protoplasmas. . . . Stets ist aber diese Form der Reizleitung eine sehr langsame und wenig weitreichende.

„Bei den Infusorien dagegen kennen wir Fälle, in denen eine sehr rasche Weiterleitung eines Reizes zu einer plötzlichen komplizierten Bewegung führt, bei welcher verschiedene Bestandteile des Körpers zusammenwirken müssen . . .

„Bei manchen Infusorien beobachten wir starre cilienartige Gebilde, welche nicht schlagen; dieselben sind gegen Berührung außerordentlich empfindlich, d. h. ein Reiz, den sie erfahren, löst eine heftige Bewegung des ganzen Tieres aus. Man bezeichnet sie daher als Tasthaare oder Tastborsten. . . .

„Diese Fälle von rascher Reizleitung und die Beobachtungen an vielen Infusorien, welche auf Reize stets durch gewisse automatische Bewegungen reagieren, veranlassen uns, nach Apparaten uns umzusehen, welche etwa geeignet wären, die Cilien eines Infusors zu einer koordinierten Bewegung untereinander in Verbindung zu setzen.“

Als solche „reizleitende Strukturen“ werden die von Neresheimer und von Schuberg angeführt.

Endlich erwähnt Doflein die Beobachtung von Jennings, daß die Ciliaten bei thermischen, osmotischen, chemischen Reizen den Reiz wahrscheinlich zuerst und am stärksten in dem nackten Plasma der Mundstelle perzipieren. „Ist dies richtig, so muß die durch den Reiz ausgelöste Bewegung, welche sehr plötzlich viele Cilien des Körpers beansprucht, eine Weiterleitung des Reizes voraussetzen.“

Abgesehen von der Frage, ob sich die allgemeinen physiologischen Eigenschaften dieses intracellulären Neuroidsystems wirklich mit denjenigen des Nervensystems der Metazoen decken (was aus den bisherigen spärlichen und wohl nicht einwandfreien Untersuchungen nicht hervorgeht), so besteht immer noch ein durchgreifender Unterschied zwischen beiden, nämlich der, welcher den Organisationsplan der Einzelligen von dem der Mehrzelligen überhaupt unterscheidet. Das Nervensystem der letzteren ergibt sich nämlich aus der Vereinigung mehrerer Zellelemente (zusammengesetztes Nervensystem) und dient zur Verbindung und zur Regelung der Tätigkeit verschiedenartiger, von den nervösen Elementen gesonderter und meist auch voneinander getrennter und unabhängig differenzierter Zellelemente (Erfolgsorgane). Im Protozoenleib bestehen derartige Unabhängigkeitsverhältnisse zwischen den einzelnen Zellbestandteilen (wenigstens morphologisch) nicht.

Dieser durchgreifende Unterschied würde aber für die Pflanzen, wenigstens von vornherein, nicht in Betracht kommen.

B. Pflanzen.

Reizbeantwortungen, namentlich Bewegungserscheinungen, denen unverkennbar kompliziertere Vorgänge von Erregungsleitung, Erregungsumwandlung etc. zugrunde liegen, sind im Pflanzenreiche fast in demselben Umfang wie im Tierreiche verbreitet. Daß sie erst durch die Untersuchungen der letzten Jahre in ihrer vollen Bedeutung zutage getreten sind, hat darin seinen naheliegenden Grund, daß sie nicht so augenfällig sind, wie die Bewegungserscheinungen der Tiere.

Eine Aufstellung auch nur der wichtigsten hierher gehörenden Erscheinungen an dieser Stelle würde zu weit führen. So muß im wesentlichen auf die vortreffliche Zusammenfassung verwiesen werden, die vor kurzem H. Fitting (3) in besonderem Hinblick auf die Tierphysiologie veröffentlicht hat. Auch U. Ricca (11) hat neuerdings eine zusammenfassende Abhandlung über diesen Gegenstand veröffentlicht. Fitting bespricht im ersten Teile seiner Abhandlung, das Vorkommen von Reizleitungsvorgängen [1]) bei den Pflanzen und die Methoden zu ihrem Nachweise, die Reaktionen, die nicht nur durch Außenreize der Umgebung, wie Erschütterungen (*Mimosa, Dionaea* etc.), Berührungs- und chemische Reize (insektenfressende Pflanzen), tropistische Reize oder Wundreize, sondern auch durch im Pflanzenorganismus selbst, namentlich bei den Wachstumsvorgängen etc. entstehende Innenreize veranlaßt werden.

„Sollten die theoretischen Betrachtungen“, so lautet einer der Sätze, mit denen Fitting diesen ersten Teil seiner Abhandlung abschließt, „die ich auf den letzten Seiten angestellt habe, in der Folgezeit durch die Erfahrung Bestätigung finden oder nicht —, so genügen doch schon die bisher ermittelten Reizleitungsvorgänge, um die Auffassung fest zu begründen, daß die Organe der Pflanze ebenso wie beim Tier nicht nur im morphologischen Verbande miteinander stehen, sondern auch physiologisch zu einer in sich geschlossenen Lebenseinheit vereinigt sind, zu einem einheitlichen Systeme, dessen Getriebe im ganzen oder in allen oder in vielen seiner Teile durch jede Aenderung auch nur an einem einzigen seiner Organe in der verschiedensten Weise gestört und beeinflußt wird.“

Im zweiten Teil seiner Abhandlung bespricht Fitting die verschiedenen Fragen, die sich auf den Ablauf und das Wesen der Reizleitungsprozesse beziehen, darunter auch die uns am nächsten interessierende Frage nach dem Verhältnis zwischen den an Pflanzen beobachteten Reizbeantwortungen und den vom Nervensystem der Metazoen vermittelten.

Der Auffassung, daß diese Vorgänge an Pflanzen ebenso wie im Tierkörper durch ein System eigens differenzierter Leitungsbahnen vermittelt werden, suchte zwar Němec (8) die notwendige morphologische Grundlage zu geben, doch nicht mit großem Erfolg, da die Ergebnisse seiner Untersuchungen nicht bestätigt wurden (G. Haberlandt, 4, und M. Koernicke, 7).

Die Mehrzahl der Pflanzenphysiologen ist vielmehr heutzutage der Ansicht, daß die Leitungsbahnen der erwähnten Reizbeantwortungs-

1) Wie sonst oft der Fall ist, so verwendet auch Fitting das Wort „Reiz“ anstatt der richtigeren Bezeichnung „Erregung“.

vorgänge von den sog. Plasmodesmen dargestellt werden. Diese sind äußerst feine Plasmabrücken, welche alle lebenden Zellen des ganzen Pflanzenindividuums zu einer Einheit verbinden.

„Durch solche Plasmodesmen (schreibt H. Fitting), die sich bei höheren und bei niederen Pflanzen in gleicher Weise finden und die oft Hunderte von Brücken zwischen den benachbarten Zellen bilden, ist bei den Pflanzen Gelegenheit zur Leitung von Reizen auf lebenden Bahnen gegeben. Es kann auch keine Frage sein, daß viele Reize im Pflanzenkörper mit ihrer Vermittelung geleitet werden, sei es nun, daß die Reizleitung rein dynamisch oder durch chemische Umsetzungen oder durch Uebertritt von Stoffen erfolgt. Daß die Plasmaverbindungen in erster Linie die Funktion der Reizübertragung haben, darüber hat bei den Forschern, die sich mit ihnen beschäftigt haben, denn auch niemals ein Zweifel obgewaltet."

„So viel Wahrscheinlichkeit auch (fährt Fitting fort), schon von allgemeinen physiologischen Erwägungen aus, von vornherein der Gedanke hat, daß die Plasmodesmen als Reizüberträger das harmonische Zusammenwirken aller Glieder der Pflanze zu erzielen und zu erhalten haben, so schwer ist es doch, den exakten Nachweis dafür im allgemeinen oder für besondere Fälle durch direkte Versuche zu erbringen. Er ist denn auch bisher nicht gelungen.

Aber auch ohnedies werden wir auf jeden Fall an der Möglichkeit festhalten müssen, daß mittels der Plasmodesmen Reize auf lebender Bahn von einer Zelle zu allen anderen in ähnlicher Weise wie beim Tier geleitet werden können. Nur würde die Frage entstehen, ob sich darauf die Aehnlichkeit in der Reiztransmission zwischen Pflanze und Tier beschränkt, ob alle lebenden Zellen des Pflanzenkörpers in gleicher Weise und mit gleicher Schnelligkeit befähigt sind, Reize zu leiten, oder ob nicht vielleicht, wie beim Tiere, manche der lebenden Zellen, besondere Zellenzüge, deren Elemente sich etwa durch langgestreckte Form von den übrigen Zellen unterscheiden, in besonderem Maße zur Reizleitung geeignet sind, so daß wir diese Zellstränge den Nerven der Tiere vergleichen könnten. Diese Frage liegt deshalb nahe, weil wir im Körper der höheren Pflanzen solche Zellstränge, die sich gegen das übrige Gewebe scharf abheben, überall finden."

Fitting beantwortet nun diese Frage dahin, daß möglicherweise die sog. Siebröhren die Funktion der Erregungsleitung vorzugsweise erfüllen. „Jedenfalls aber (schreibt er) muß man vorläufig mit der Möglichkeit rechnen, daß bei den Pflanzen eine Reizleitung in der Längsrichtung besser in den langgestreckten Zellen der Gefäßbündel, im besonderen der Siebröhren, vor sich geht als in den übrigen lebenden Zellen, womit auch die Beobachtung von Kuhla harmonieren würde, daß, wenigstens bei der Mistel, die Querwände langgestreckter Zellen von besonders vielen Plasmodesmen durchsetzt werden."

An einem anderen Ort seiner Darstellung erörtert H. Fitting die für uns wichtigste Frage nach der Beziehung der Erregungsvorgänge der Pflanzen zur Anwesenheit eines Nervensystems:

„Wenn man die Reizleitungsvorgänge bei Pflanzen und Tieren (Metazoen) in ihrer Gesamtheit vergleicht, so tritt namentlich ein großer Unterschied sofort deutlich hervor: Während nämlich bei den charakteristischen normalen Reiztransmissionen der Tiere (Metazoen) zwischen dem Perzeptionsorgan und der Reaktionszone nicht eine

einfache Reizleitungsbahn eingeschaltet ist, sondern eine zusammengesetzte, bestehend aus sensorischer Bahn, Zentralorgan und motorischer Bahn, infolgedessen bei ihnen auch von einer zusammengesetzten Leitung gesprochen werden kann, finden wir bei den Pflanzen solche Differenzierungen nicht. Bei ihren Reizvorgängen ist allem Anscheine nach fast stets die Perzeptionszone durch eine einfache Bahn und eine einfache Leitung mit der Reaktionszone verbunden. Jedenfalls liegt zunächst keinerlei Beobachtung vor, die dazu nötigte, bei den meisten dieser Reizverkettungen, wie z. B. der Leitung des Stoßreizes bei *Mimosa, Biophytum, Dionaea*, den Ranken und Blütenteilen, bei der Leitung des Wundreizes, den Reiztransmissionen der Innenreize und den Reizleitungsvorgängen bei einzelligen Pflanzen, ein distinktes Zentralorgan anzunehmen. Alles spricht dafür, daß alle diese Vorgänge im wesentlichen ebenso zu bewerten sind, wie die Reizleitungen, die durch eine direkte Reizung des mit dem Erfolgsorgane verbundenen motorischen Nerven oder durch eine direkte Reizung des Muskels ausgelöst werden. Daß die Gesamtheit der tropistischen Reizvorgänge, auch jener, bei denen, wie bei dem phototropischen Reizprozesse mancher Graskeimlinge, die Perzeptionszone und die Reaktionszone völlig getrennt sind, in ihrem Verhalten den tierischen Reflexvorgängen irgendwie ähnlicher sind als die übrigen Reizvorgänge der Pflanzen, läßt sich aus den bisherigen Beobachtungen nicht entnehmen.

So haben wir denn gar keinen Grund, diejenigen Reizvorgänge der Pflanzen und Protozoen, bei denen Reizleitungsprozesse beteiligt sind, oder gar die Reizleitungsprozesse der Pflanzen überhaupt als ‚Reflexvorgänge' zu bezeichnen, wie es z. B. von Oltmanns (10) und Czapek (1) vorgeschlagen wurde und seitdem in der Literatur hier und da immer wieder geschieht. Ja, im Interesse einer klaren und prägnanten Begriffsbildung und Begriffsbestimmung in der Reizphysiologie ist sogar dringend zu wünschen, daß die Reizvorgänge der Pflanzen nicht als Reflexvorgänge bezeichnet werden, der Begriff Reflexvorgang vielmehr für alle Reizprozesse reserviert werde, bei denen die Reizleitung zusammengesetzt und ein ‚Zentralorgan' in sie eingeschaltet ist, im besonderen für diejenigen Reizprozesse, bei denen die Reizleitung nur durch Vermittelung besonders differenzierter Bahnen, der Nerven, zustande kommt. . . ."

Fitting scheint also im allgemeinen so viel sicher, „daß die meisten Reizvorgänge der Pflanzen zwar die größte Aehnlichkeit mit demjenigen Reizvorgange besitzen, der durch eine direkte Reizung des Muskels oder durch direkte Reizung des mit dem Muskel verbundenen motorischen Nerven ausgelöst wird, gar keine Aehnlichkeit dagegen mit einem echten Reflexvorgange". Ein „Organ", „in welchem der Umsatz der zugeführten Erregung in die aktive Bewegung erfolgt" (Czapek), oder anders gesagt, eine solche Stelle müssen wir selbstverständlich im Muskel überall da annehmen, wo die zugeleitete Erregung sich in die kontraktorische Bewegung umsetzt. Daraus ist schon zu ersehen, daß ein solches Organ nicht dem tierischen Reflexzentrum entsprechen kann, wie Czapek als Ausgangspunkt seiner Begriffsbestimmung der pflanzlichen Reizvorgänge als Reflexvorgänge annimmt. Zudem wird im tierischen Reflexzentrum nicht die zugeführte Erregung in aktive Bewegung, sondern die sensorische in die motorische Leitung „umgesetzt". Bezeichnet man die Reizvorgänge

der Pflanzen schlechthin als Reflexvorgänge, so muß man auch den Reizprozeß, der durch direkte Reizung des Muskels ausgelöst wird, als Reflex bezeichnen. Das wird aber wohl keinem Tierphysiologen einfallen.

„Nur ein einziger Reizvorgang (fährt Fitting fort) ist bisher bei Pflanzen beobachtet worden, der in mancher Hinsicht eine gewisse Aehnlichkeit mit einem echten Reflexvorgang haben könnte. Dies ist . . . der Reizvorgang im Blatte von *Drosera*. Und zwar beruht die Aehnlichkeit auf der Zusammensetzung des Reizleitungsvorganges aus zwei Teilen, von denen der eine in den anderen in einem besonderen Organe ‚umgesetzt' wird. Dagegen haben wir hier keine besonderen nervenartigen Leitungsorgane wie beim echten Reflex. In dem Blatt von *Drosera* hat nämlich die Reizung eines zentralen Blattentakelköpfchens eine Ausbreitung des Reizes über das ganze Blatt zur Folge, durch die erstens die Krümmung der übrigen Tentakel, zweitens auch die Sekretionstätigkeit der Köpfchendrüsen ausgelöst wird. Die Sekretionstätigkeit veranlaßt ihrerseits in den Zellen des Köpfchens die Aggregation, die sich basalwärts mehr oder weniger ausbreitet. Zwischen die Aggregation in einem exzentrischen Tentakel und der Reizung eines Zentraltentakels ist also als ‚Zentralorgan' das Drüsenköpfchen des exzentrischen Tentakels eingeschaltet. Der ‚sensorische Teil' des ‚Reflexbogens' besteht gewissermaßen in der Leitung des Primärreizes von primär gereizten Zentraltentakeln zu den Drüsenköpfchen der exzentrischen Tentakel. Durch die Auslösung der Sekretionstätigkeit in den sekundär gereizten Drüsenköpfchen der exzentrischen Tentakel erfolgt alsdann die Umsetzung in den ‚motorischen Teil des Reflexbogens', als Folge der motorischen Leitung tritt schließlich die Aggregation ein. Freilich werden wir diesen Reizprozeß trotz mancher Aehnlichkeit mit den echten nervösen Reflexen nur als einen analogen Vorgang zu diesen Reflexen betrachten dürfen."

Aus dem Gesagten geht also so viel hervor, daß man nur bei den Organismen das Vorhandensein eines Nervensystems anzunehmen berechtigt ist, bei denen die morphologische Untersuchung Gebilde nachzuweisen vermag, welche übereinstimmend diejenigen Eigenschaften (d. h. Größe und Gestalt der Zellen und der Zellenfortsätze, elektive Färbbarkeit usw.) aufweisen, die man bei den nervösen Geweben der Metazoen kennt. In dieser Hinsicht bietet die morphologische Untersuchung eine kaum ersetzbare Grundlage.

Dies soll aber andererseits nicht besagen, daß zum Verständnisse der intimen, in den Nervenelementen sich abspielenden Vorgänge die Kenntnis der in den Protozen und den Pflanzen, von hierzu differenzierten Protoplasmagebilden vermittelten Erscheinungen der Erregungsleitung etwa bedeutungslos seien. Ja, man könnte mit einem gewissen Recht annehmen, daß letztere Organismen, bei denen man vielfach geneigt ist, einfachere Prozesse anzunehmen, das Rätsel der Funktionen des bei den Metazoen weiter entwickelten Nervengewebes in einer der Erforschung zugänglicheren Form einschließen. Unsere bisherigen Kenntnisse über die Gesetze und Eigenschaften der Entstehung und Leitung von Erregungen innerhalb eines undifferenzierten Zellprotoplasmas sind jedoch so spärlich und mangelhaft, daß wir daraus keinen wirklich brauchbaren Anhaltspunkt zur Lösung des Problems der nervösen Funktionen gewinnen können. Derselbe Umstand läßt auch zurzeit nicht voraussehen, ob man aus derartigen Untersuchungen für die Zukunft einen wirklichen Gewinn erwarten darf.

Literatur.

Protozoen und Pflanzen.

1. **Czapek, F.**, *Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 32 (1898), p. 175 ff.*
2. **Doflein, F.**, *Lehrbuch der Protozoenkunde, Jena (G. Fischer) 1909.*
3. **Fitting, H.**, *Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen. I. Teil. Das Vorkommen von Reizleitungsvorgängen bei den Pflanzen und die Methoden zu ihrem Nachweise. Ergebn. d. Physiol., I. u. II. Abt., 4. Jahrg. (1905), p. 684—763. II. Teil. Der Ablauf der Reizleitungsvorgänge. Ebenda, 5. Jahrg. (1906), p. 155—219.*
4. **Haberlandt, G.**, *Ueber fibrilläre Plasmastrukturen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1901, p. 569.*
5. **Jennings, H. S.**, *Studies on reactions to stimuli in unicellular organisms. IX. On the behavior of fixed infusoria (Stentor and Vorticella), with special reference to the modifiability of Protozoan reactions. The Amer. Journ. of Physiol., Vol. 8 (1902), p. 23—60.*
6. — *Das Verhalten der niederen Organismen unter natürlichen und experimentellen Bedingungen. Deutsche Uebers. von E. Mangold. Leipzig und Berlin 1910.*
7. **Koernicke, M.**, *Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. Ebenda, 1903, p. 81. (Generalversammlungs-Heft.)*
8. **Němec, B.**, *Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen, Jena 1901.*
9. **Neresheimer, E. R.**, *Ueber die Höhe histologischer Differenzierung bei heterotrichen Ciliaten. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 2 (1903), p. 304—323.*
10. **Oltmanns, F.**, *Ueber die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. Flora, Bd. 75 (1892), p. 183 ff.*
11. **Ricca, U.**, *Movimenti d'irritazione delle piante, Milano 1910.*
12. **Schuberg, A.**, *Zur Kenntnis des Stentor coeruleus. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 4 (1889).*
13. — *Ueber Cilien und Trichocysten einiger Infusorien. Arch. f. Protistenk., Bd. 6 (1905), p. 61—110.*

II. Cölenteraten.

Ueber die Physiologie des Nervensystems der Spongien liegen bisher kaum brauchbare Untersuchungen vor. Nur seien die von G. H. Parker (27) an *Stylotella heliophila* Wilson angestellten Untersuchungen erwähnt, auf Grund deren er zu dem Schluß gelangt, daß diese Spongie, obwohl mit erregbaren Muskelzellen versehen, kein wahres Nervensystem besitzt.

Von den Cnidarien scheinen alle Nervensystem und Sinnesorgane zu besitzen. Sie sind ferner mit eigentümlichen peripheren Organen (Nesselzellen, Nesselkapseln = Cnidae, daher der Name) versehen, die unter der Herrschaft des Nervensystems (vgl. unten) zum Schutze gegen Feinde oder zum Ergreifen der Beute dienen.

Alle sind Wassertiere, und zwar die allermeisten Meeresbewohner.

An Vertretern aller vier Klassen der Cnidarien (Hydrozoen, Scyphozoen, Anthozoen und Ctenophoren) sind Untersuchungen über die Physiologie des Nervensystems angestellt worden. Um Wiederholungen tunlichst zu vermeiden, sollen im folgenden zunächst in einem Abschnitt die Hydroidpolypen, und die Scyphopolypen zusammen mit den Anthozoen (Actinien) besprochen werden, und hierauf in einem zweiten Abschnitt die Hydro-

medusen und die Scyphomedusen und zuletzt die Ctenophoren.

Diese Reihenfolge entspricht zwar nicht streng der systematischen Einteilung; sie hat jedoch für den Physiologen den Vorteil, daß die in einem Abschnitt zusammengefaßten Tierformen ähnliche funktionelle Eigenschaften darbieten. So leben alle Formen des ersten Abschnittes benthonisch, d. h. sie sind meist festsitzende Formen des Wasserbodens, und auf diese Lebensweise sind alle Eigenschaften des Nervensystems eingestellt, während die Tierformen der zweiten Abteilung ein wahres rastlos nektonisches Leben zeigen, indem sie immerwährend im Wasser durch rhythmische Bewegungen umherschwimmen. Bei ihnen sind Nervensystem und Sinnesorgane wieder dieser Lebensweise in ihren funktionellen Eigenschaften angepaßt.

Erster Abschnitt. Polypen und Actinien.

A. Hydroidpolypen (Beobachtungen an Hydra).

Morphologisches. 1. Nervensystem.

Besonders die verschiedenen Arten von Süßwasserpolypen (*Hydra viridis, fusca, grisea*) und von *Eudendrium* wurden in dieser Richtung studiert. Dank der histologischen Untersuchungen mehrerer Forscher (Rouget, 1881; Lendenfeld, 1884; Jickeli, 1887; Schneider, 1890; R. Zoja, 1890)[1] sind die morphologischen Elemente des Nervensystems dieser Tiere ziemlich gut bekannt.

Es sind Zellen, die sowohl in ihrem Aussehen (verschiedenartig gestalteter Zellkörper, aus dem mehrere Ausläufer nach allen Richtungen ausgehen) wie auch sonst in ihren elektiven Färbungen (mit Methylenblau) den Ganglienzellen der übrigen Tiere entsprechen, von denen sie sich hauptsächlich durch ihre geringere Größe unterscheiden. Sie finden sich mit den Zellbestandteilen der übrigen Gewebe (Ektoderm und Entoderm) innig vermischt und überall im ganzen Körper zerstreut. Sie stellen infolgedessen plexusartige Bildungen dar, ohne Andeutung gleichartiger langer Nervenbahnen. Ihre direkten Verbindungen sowohl mit den reizaufnehmenden Organen einerseits, wie mit den verschiedenen Erfolgsorganen (Muskelelemente, Drüsenzellen) andererseits, sowie schließlich untereinander, sind in einzelnen Fällen morphologisch nachgewiesen worden.

Was ihre Verbreitung und Verteilung im ganzen Körper des näheren anbetrifft, so gibt M. Wolff ungefähr folgende Skizze, die hier, aus den phylogenetischen und sonstigen Betrachtungen herausgeschält, wiedergegeben sei.

Die Elemente des Nervensystems der Hydroidpolypen treten in zwei Formen auf. Die eine Form wird von den Sinneszellen dargestellt, welche intraepithelial gelagert sind. Sie zeigen hier schon die nämlichen Hauptmerkmale, die sie in der ganzen Tierreihe unverändert aufweisen. Von wenigen Ausnahmen abgesehen, sind es stets dieselben stäbchen- bis fadenförmigen Zellen, deren peripheres Ende meistens reizaufnehmende Gebilde (Sinneshaare, Geißeln etc.) trägt und deren zentraler Teil in einen erregungsleitenden, fadenförmigen Fortsatz übergeht, der die Verbindung mit den Elementen der zweiten Form, den Nervenzellen, herstellt.

Schon bei den Hydroidpolypen befinden sich die Sinneszellen an besonderen Orten des Körpers (Tentakeln, Mund) in größerer Anzahl und gruppenweise dichterer

1) Eine eingehende Uebersicht der diesbezüglichen Literatur findet man bei M. Wolff (40).

Verteilung: wir haben es mit der Bildung primitiver Sinnesorgane zu tun (Palpocils, Sinnesorgane der Mundscheibe).

Die zweite Form der Elemente des Nervensystems wird von den eigentlichen Nervenzellen gebildet. Dieselben liegen tiefer in den Geweben als die ersten, indem sie nicht zwischen, sondern unter den Epithelzellen (basiepithelial) vorkommen. An ihren Ausläufern sind weder Plasmafortsätze noch Nervenfortsatz unterscheidbar. Sie bilden plexusartige Bildungen, die mit dem AUERBACHschen und MEISSNERschen Plexus der Darmsubmucosa, und mit dem LEONTOWITSCHschen subdermalen Plexus der Epidermis, als autonome Bildungen betrachtet, vergleichbar sind.

Dieser Plexus ist jedoch nicht überall im ganzen Körper der Hydroidpolypen gleich verbreitet, denn es finden sich Verdichtungen und Anhäufungen dieser Elemente, welche namentlich in der Mundscheibe und dann in der Fußscheibe vorkommen. Dies erscheint als Andeutung einer Zentralisation der Nervenelemente.

2. Reizaufnehmende Organe.

Außer den erwähnten und unten noch zu erwähnenden Cnido- oder Palpocils wurden bisher besonders gestaltete Nervenendigungen nicht beschrieben. Daraus könnte man schließen, daß zur Funktion der Reizaufnahme und der Umwandlung des Reizes in Erregung nur freie Endigungen der Ausläufer der Sinneszellen dienen.

3. Erfolgsorgane.

a) Muskelelemente. Es gibt mehrere eigentümliche Arten von Muskelzellen, welche sowohl dem Ekto- wie dem Entoderm zugehören. Bekannt sind Epithelmuskelzellen sowie Bindegewebsmuskelzellen. Bezüglich der vielfach umstrittenen, auf morphologischen Beobachtungen basierten Theorie KLEINENBERGS der „Neuromuskelzellen" sei auf die zoologischen und anatomischen Handbücher verwiesen.

b) Nesselkapselzellen (Nematocyste, Cnidocyste). Diese sind, wie erwähnt, einzellige, dieser Tiergruppe eigene, periphere Gebilde.

Es sind Zellen, welche im reifen Zustande an der Oberfläche des Ektoderms, namentlich der Tentakelenden, in größerer Anzahl vorkommen. In ihrem Inneren enthalten sie die Nesselkapsel oder Cnide (aus dem griechischen κνίδη = Brennnessel), die von ihrem Protoplasma gebildet wird und eine komplizierte, in geladenem Zustande stets schußbereite Waffe zur Verteidigung, namentlich aber zum Ergreifen der Beute darstellt. Man unterscheidet mehrere (meist drei) Arten von Cniden, hauptsächlich nach ihrer Größe und Gestalt (des näheren vgl. den betreffenden Abschnitt FREDERICQs, d. Handb.). Im wesentlichen handelt es sich um ein mit einem giftigen Sekret gefülltes eigenartiges Bläschen, welches in einer festen Kapsel eingeschlossen liegt. Diese Kapsel (auch Sclera genannt), welche das Bläschen vom übrigen Zellprotoplasma trennt, trägt an ihrem distalen Pol (dem Entladungspol) einen Deckel, der sich bei der Entladung der Waffe öffnet. Das von seiner Membrana propria umgrenzte Bläschen setzt sich seinerseits am distalen Ende in einen dünnen langen Schlauch fort, der wie ein Faden aussieht und daher auch Nesselfaden heißt. Im Ruhezustand ist der Schlauch in das Innere der Kapsel eingestülpt und wie eine Spiralfeder aufgerollt. Bei der Entladung wird er ausgeschnellt und in die Gewebe des Beutetieres (oder des Feindes) eingestochen, in die er, gleichsam wie die Kanüle einer mikroskopischen PRAVAZschen Spritze, das giftige Sekret des Bläschens ergießt. Auf den Entladungsmechanismus werden wir unten noch zurückkommen. Hier sei noch erwähnt, daß der Nesselfaden noch mit mehreren Einrichtungen ausgerüstet ist, welche höchst zweckentsprechend erscheinen. Dies sind z. B. Dornen oder

Widerhaken, die meist an seiner Basis vorkommen, und ein Stilett, das sich am freien Ende befindet und zum Einstechen dient.

Die Nesselkapselzelle weist aber noch eine andere, zum Verständnis des Entladungsmechanismus der Cnide vielleicht wichtige Einrichtung auf, d. i. das sogenannte Cnidocil, das wie ein Sinneshaar außerhalb des Körpers in der Umgebung frei endet und einen steifen Fortsatz der Zelle darstellt. Seine Beziehungen zur Cnide sind wahrscheinlich indirekte, indem es zunächst mit dem übrigen Zellprotoplasma in Verbindung steht.

Hat sich eine Cnide entladen, so wird mit ihr die ganze Zelle ausgestoßen.

c) Drüsenzellen. Im Ektoderm ist die Existenz von besonderen Drüsenzellen, abgesehen von den eben erwähnten Nesselkapselzellen, die ja zum großen Teil als eine Art differenzierter Drüsenzellen aufzufassen sind, fraglich. Dagegen treten solche Zellelemente um so deutlicher im Entoderm auf, wo sie offenbar die Verdauungssäfte sezernieren.

4. Schlußbetrachtung.

Im morphologischen Bau dieser Tiere scheint also die Eigentümlichkeit zu bestehen, daß jedem Zellbestandteil nicht eine einzige Funktion obliegt, sondern mehrere Funktionen zusammen, die man dann bei höher entwickelten Tieren auf verschiedene Zellelemente bezw. Zellgewebe verteilt findet. Dies gilt namentlich für die Muskelelemente, die als Anhang verschiedenartigster Zellgebilde auftreten, so auch für reizaufnehmende Organe, wie z. B. beim sogenannten Cnidocil. Die Nesselkapselzelle ist in dieser Hinsicht eines der kompliziertesten Zellgebilde der Metazoen, das in sich mehrere elementare Funktionen vereinigt.

Es erscheinen demnach diese Tierformen als ein Uebergang von den einzelligen Protozoen, die in ihrem äußerst komplizierten Zelleib alle Funktionen vereinigen, zu den Metazoen.

Was nun die physiologischen Tatsachen anlangt, so finden sich einzelne hierhergehörige Beobachtungen in den älteren Untersuchungen Trembleys (35). Von den neueren Forschern, die sich mit diesem Gegenstand beschäftigt haben, seien W. Marshall (21), namentlich aber R. Zoja (43), sowie auch M. Wolff (40) erwähnt. Eingehende und sorgfältige Untersuchungen hat schließlich G. Wagner (39) unter Jennings' Leitung vor kurzer Zeit ausgeführt. Die folgende Darstellung fußt auf den Mitteilungen der zitierten Autoren.

a) Spontan auftretende Tätigkeitserscheinungen bei Hydra.

Hierher gehören vor allem die spontanen Bewegungen des Gesamtkörpers, die zur Veränderung des Aufenthaltsortes dienen, weil diese Tierchen, wenngleich sie ein typisch benthonisches Leben führen (sie haften mit der Fußscheibe an den festen Gegenständen des Bodens oder der Wände, selbst aber an dem Wasserspiegel — offenbar vermöge der Oberflächenspannung), doch mitunter ausgiebige Bewegungen vollführen können. Der Mechanismus dieser Lokomotion ist zweifacher Art:

1) Kriechen der Fußscheibe, wodurch das Tier in aufrechter Stellung seines Körpers langsam auf den Boden gleitet.

2) Eine zweite, raschere Art der Ortsbewegung wurde zuerst von Trembley beschrieben und von den späteren Forschern, namentlich von Wagner, bestätigt. Die Bewegung kann mit „Kapriolen" oder Purzelbäumen verglichen werden. Kopf und Tentakel werden zunächst so weit zum Boden geneigt, daß die Tentakelenden mit diesem

in Berührung kommen. Darauf wird der Körper mit dem aufwärts gerichteten Fuß auf Tentakeln und Kopf ausgestreckt. Fuß und Leib werden dann so weit nach der entgegengesetzten Seite gebeugt, daß die Fußscheibe an einer von der ursprünglichen verhältnismäßig weit entfernten Stelle wieder mit dem Boden in Berührung kommt. Schließlich werden Kopf und Tentakel wieder aufwärts gerichtet.

Außer den erwähnten Lokomotionsbewegungen des Gesamttieres können noch andere Bewegungen spontan auftreten. So schreibt Wagner, daß *Hydra viridis* (welche überhaupt lebhaftere Bewegungen und Reaktionen aufweist, als die übrigen *Hydra*-Formen, *H. grisea* und *fusca*) bei möglichst sorgfältiger Ausschließung jeglicher Reizung in etwa gleichen Zeitabständen sich rasch kontrahiert, worauf sie sich langsam wieder ausdehnt, und zwar nach einer Richtung, die von der vorangehenden verschieden ist, so daß am Ende der Bewegung Kopf und Tentakel sich in einer anderen Stellung im Wasser befinden. Vermutlich stehen diese Bewegungen mit dem Aufsuchen von Nahrung (Krebschen) in Zusammenhang.

b) Durch künstliche Reize hervorgerufene Tätigkeitserscheinungen.

Die Reaktionen sind spärlich und meist den obigen im wesentlichen analog.

1. Schädliche Reizwirkungen.

Jede schädliche Reizwirkung (mechanische, elektrische, chemische und thermische Reize) hat Kontraktionserscheinungen zur Folge, welche entweder an einem Tentakel oder einem begrenzten vom Reize betroffenen Körperteil lokalisiert bleiben, oder aber sich auf den Gesamtkörper erstrecken können. Im letzteren Falle ballt sich das ganze Tier zu einer kugeligen Form zusammen. Darauf folgt wieder die Ausstreckung, welche sich wie immer bedeutend langsamer, als die kontraktorische Phase, vollzieht. Das Verhältnis der Tierlänge in den beiden Phasen ist nach R. Zoja bei *Hydra grisea* etwa 1 : 8.

Von den allgemein wirkenden mechanischen Reizen sei hier noch erwähnt, daß *Hydra* ebenso wie alle übrigen Wassertiere eine überaus große Empfindlichkeit auch gegen die schwächsten Erschütterungen des Mediums aufweist. So erwähnt G. Wagner bei Besprechung der oben erwähnten spontanen Zusammenziehungen dieser Tiere folgendes:

Bei einer näheren, 3—4 Stunden dauernden Beobachtung von *Hydra viridis* wurde festgestellt, daß manche von diesen Zusammenziehungen in Wirklichkeit nicht spontan auftraten, sondern durch schwache Erschütterungen ausgelöst waren, die durch sehr leicht übersehbare Ursachen entstanden. So z. B. das Türschließen in einem entfernteren Teil des Laboratoriums oder das Auftreten Jemandes, der durch das Zimmer der oberen Etage ging usw.

Dasselbe hatte übrigens schon R. Zoja ebenfalls an *Hydra viridis* beobachtet, die gegen diese Wirkungen so empfindlich ist, daß nicht nur das Anfassen des sie enthaltenden Gefäßes, sondern mitunter schon die bloße Berührung des Tisches, auf dem ihr Bassin steht, genügt, um eine rasche Kontraktion herbeizuführen.

Werden aber solche allgemein wirkende Reize wiederholt erzeugt, so treten nach Zoja allmählich Gewöhnungserscheinungen auf. Hydren (namentlich *H. vulgaris*) zeigen sich sofort, nachdem sie aus ihrem natürlichen Aufenthaltsort (den Tümpeln) oder aus dem Bassin, wo sie bisher ungestört gelebt hatten, entfernt wurden, gegen Erschütterungen oder Stöße sehr empfindlich. Diejenigen dagegen, welche in Versuchsgefäßen gehalten werden, deren Wasser oft gewechselt wird, und welche immer wieder berührt werden, können sehr oft aus ihrem Behälter entfernt und in eine Glaspipette hineingesaugt werden, ohne daß irgendwelche stärkere Kontraktion auftritt. Dasselbe gilt auch für *Hydra viridis.*

Aehnliche Gewöhnungserscheinungen wurden auch von M. Wolff an *Tubularia mesembryanthemum* beobachtet.

Nach G. Wagner würde eine solche Gewöhnung nur unter Umständen eintreten. Wird nämlich der Reiz erst dann wieder appliziert, wenn das Tier seine volle Expansion wiedererlangt hat, so zeigt sich kein Unterschied in der darauf folgenden Reaktion. Das Tier kontrahiert sich regelmäßig nach jeder Reizung. Wenn aber die Reizungen in einem kürzeren Zeitabstand (nach etwa einer Sekunde) erfolgen, dann zeigen sich sofort Erscheinungen von Gewöhnung, indem *Hydra* darauf nicht mehr antwortet.

Lokalisierte mechanische Reizwirkungen (unter Anwendung von Glasfäden) haben verschieden ausgedehnte Kontraktionserscheinungen zur Folge, je nach der Reizstärke. Nach G. Wagner treten bei Reizung des Körpers folgende Reaktionen auf:

1) Schwacher Reiz — teilweise Kontraktion des Körpers.
2) Mittelstarker Reiz — vollständige Kontraktion des Körpers.
3) Starker Reiz — Kontraktion des Körpers und der Tentakel.

Wird dagegen ein Tentakel gereizt, so erhält man folgendes:

1) Schwacher Reiz — Kontraktion des gereizten Tentakels.
2) Mittelstarker Reiz — Kontraktion aller Tentakel.
3) Starker Reiz — Kontraktion des Körpers und der Tentakel.

Werden solche Reize wiederholt appliziert, so gilt dieselbe Gesetzmäßigkeit, welche oben für allgemein wirkende mechanische Reize erwähnt wurde. Ein wesentlicher Unterschied besteht jedoch hier darin, daß infolge von rasch aufeinander folgenden Reizen nach Auftreten einer scheinbaren Gewöhnung mitunter die oben erwähnten komplizierten Lokomotionsbewegungen zweiter Art („Kapriolen") ausgeführt werden, durch welche die *Hydra* sich von dem Reizort aktiv entfernt.

Die Wirkungen elektrischer Reize (R. Zoja, M. Wolff) entsprechen im wesentlichen den eben besprochenen Wirkungen mechanischer Reize. Bei schwachen Reizungen bleiben auch hier die Kontraktionserscheinungen auf den direkt vom Reiz getroffenen Körperteil beschränkt.

Durch rhythmische faradische Reizungen entstehen keine tetanischen Kontraktionen.

Wesentlich dieselben Wirkungen haben chemische Reize, die ebenfalls allgemein oder lokal appliziert werden können. Als Reizstoffe wurden Zitronensäure, Essigsäure, Natriumchlorid, Natriumkarbonat, Kaliumbichromat, Methylenblau u. a. von G. Wagner angewendet. Allgemein wirkende Reize lösen allgemeine Kontraktionen aus. Lokal applizierte starke Reize führen lokale Kontraktion des direkt

vom Reiz getroffenen Körperteils herbei, wodurch das Tier sich nach dem Reizort hinbeugt.

Auch thermische Reize, und zwar sowohl Wärme- wie Kältereize, haben nach R. Zoja allgemeine Kontraktion zur Folge.

Auf Lichtreize reagieren Hydren ebenfalls, wie noch erwähnt werden soll.

Außer den erwähnten Reaktionen im Gebiete der Muskeln können durch schädliche, namentlich durch chemische Reizwirkungen mitunter auch Reaktionen seitens der Nesselkapselzellen hervorgerufen werden.

2. Nützliche Reizwirkungen.

Hier sind vor allem die Reaktionen zu erwähnen, welche zu der Nahrung in direkter Beziehung stehen. Sie wurden zum Teil schon von Marshall und R. Zoja, besonders aber von G. Wagner eingehend untersucht.

Um diese komplizierten Reaktionen bequem und leicht zur Auslösung bringen zu können, müssen die Tiere sich im Hungerzustande befinden, der also eine Art „Stimmung“ darstellen würde. Bei mäßigem Hungerzustande ist das Zusammenwirken von mechanischer und chemischer Reizung erforderlich, bei einem weiter vorgerückten Hungerzustande genügt dagegen schon die alleinige Wirkung chemischer Reizung zur Auslösung der Reaktionen.

Zum Verständnis dieser Reaktionen müssen wir vorausschicken, wie diese Tiere sich ernähren. Sie sind Raubtiere, die sich durch ihre Tentakel (die hier als Fangarme fungieren) ihrer Beute (gewöhnlich lebende Krebschen) bemächtigen und sie zur Mundöffnung bringen. Zum Ergreifen und zur Bewältigung der Beute dienen nicht bloß die aktiven Bewegungen der Arme, sondern namentlich die tötliche Wirkung der Nesselkapselzellen, die sich in großer Anzahl an dem Tentakel befinden und dabei zur Entladung kommen. Die herausgeschnellten Nesselschläuche sind imstande, auch Chitinpanzer zu durchbohren und ihr Gift in die Gewebe des Opfers einzuführen. Die Zahl der dabei zur Entladung kommenden und mithin ausgestoßenen Cnidenzellen kann eine erstaunlich große sein. So gibt R. Zoja an, daß eine *Hydra grisea* eine etwa 1 cm lange Insektenlarve verschluckt hatte. Nachdem er das Ausspeien der Larve veranlaßt hatte, zählte er die Nesselkapselzellen, die in den Rändern des Larvenkörpers unter dem Mikroskop zu beobachten waren. Er fand davon etwa 400, so daß er die Annahme nicht für übertrieben hält, daß die Larve in ihrem ganzen Körper mit fast tausend solcher Zellen beladen war. Dabei erschienen die Tentakel der *Hydra* noch sehr reichlich mit solchen versehen.

Nachdem die Beute so zum großen Teil abgetötet ist, wird sie in die Magenhöhle verschluckt und verdaut. Die dabei nicht zur Assimilation gelangten Nahrungsreste werden per os wieder ausgestoßen.

Zweckmäßige und ausgedehnte Bewegungen der Tentakel und des Körpers haben nun Marshall, R. Zoja und M. Wolff übereinstimmend an Hydren beim Einbringen von Krebschen in ihren Behälter beobachtet, und zwar ehe noch die Beute irgendeinen Teil des Körpers berührt hat. *Hydra* bewegt die Arme und streckt ihre Mundscheibe vor, als ob sie nach der Beute suchte, deren Gegenwart sie durch die schwachen Wasserstöße wahrgenommen hat (Marshall).

Zoja berichtet folgendes: Eine *Hydra grisea* haftete nicht weit über dem Boden eines Reagenzglases mit ihrem Fuße fest, die Arme nach oben zu ausgestreckt. Er ließ einige Cypridinen auf den Boden des Glases fallen, ohne daß sie dabei mit den Tentakeln in Berührung kamen. Die Krebschen hatten kaum begonnen, sich rasch am Boden zu bewegen, als die *Hydra* sich nach unten beugte und ihre Tentakel suchend auf dem Boden ausstreckte. Darauf schwammen die Krebschen wieder nach oben, und die *Hydra*, die noch nicht von ihnen berührt worden war, richtete sich wieder auf und ließ ihre Arme so lebhaft umherspielen, wie dies der Beobachter sonst nie gesehen hatte. Die Bewegungen hörten erst auf, als es dem Tiere gelungen war, zwei oder drei Cypridinen zu ergreifen.

G. Wagner fand, daß zur Auslösung dieser Reaktionen (durch künstlich angebrachte Reize) die Tiere vorher einige Tage hungern müssen. Hierzu werden sie einfach im filtrierten Wasser gehalten. Dadurch wird zunächst eine erhebliche Zunahme der spontanen Bewegungen dieser Tiere veranlaßt. Ihre Tentakel sind dann beinahe andauernd in ziemlich rascher Bewegung; der Leib neigt sich auf- und abwärts, streckt und kontrahiert sich „in a very nervous manner“. Nicht alle Hydren sind übrigens in der Lage, ein längeres Fasten zu überwinden. So sterben die grünen Hydren schon nach 2—3 Fasttagen. Die etwa größere *H. grisea* eignet sich besser zu diesen Versuchen.

Zur Entscheidung der Frage, ob die erwähnten komplizierten Nahrungsreaktionen durch mechanische oder spezifische chemische Reize ausgelöst werden, brachte G. Wagner zunächst Stückchen Filtrierpapier mit den Tentakeln dieser hungernden Tiere in Berührung. Er sah die eigentümlichen Reaktionen hierbei nicht auftreten. Sie waren auch nicht besonders erregt, wenn sie in filtrierten „Beef-tea“ übertragen wurden.

Dagegen reagierten sie sehr gut auf Papierstückchen, die vorher mit dem „Beef-tea“ getränkt worden waren.

Wenn man die Tiere jedoch längere Zeit hungern ließ, dann war die erwähnte chemische Reizung allein ausreichend, um deutliche Zeichen der Fütterungsreaktionen (lebhafte Bewegungen der Tentakel, wiederholte Oeffnung des Mundes) hervorzurufen.

Im Einklang hiermit fand ferner G. Wagner, daß normale Hydren vorher zerdrückte Krebschen schneller und prompter fangen und verschlingen.

Von den eben erwähnten, komplizierten und zweckmäßigen Nahrungsreaktionen der *Hydra* bedarf noch eine einer weiteren Erörterung. Das ist die Entladung der Nesselkapselzellen, welche, wie oben gesagt, dabei in einem so großen Umfang stattfindet und einen integrierenden Bestandteil des Reaktionskomplexes darstellt. Wie verhalten sich diese künstlichen Reizen gegenüber? Die nach dieser Richtung allerdings nur spärlich und mangelhaft angestellten Versuche haben ergeben, daß auch die Entladung der Nesselzellen nicht auf jeden, sondern nur etwa auf spezifische Reize hin erfolgt.

So sah Zoja keine Entladung eintreten, wenn er mittels eines dünnen Platinfadens die Cnidocilien selbst stark und wiederholt berührte. Die oft die ganze Oberfläche der *Hydra* bedeckenden Schmarotzer (*Kerona polyporum* und *Thricodina pediculus*) lösen eben-

falls keine Entladung aus, obwohl sie auch die Nesselkapselzellenfortsätze bei ihren Bewegungen öfters berühren.

Selbst die stärksten elektrischen Reize blieben ebenfalls erfolglos.

Positive Ergebnisse erhält man dagegen bei Anwendung chemischer Reize (Essigsäure bei einer Lösung von 0,5 Proz.). Ferner bewirkt Kompression durch das Deckglas die Entladung auch isolierter Nesselzellen.

Zu einem wesentlich gleichen Ergebnis gelangte auch G. WAGNER, der ebenfalls die mechanischen Reize wirkungslos, die chemischen dagegen wirksam fand.

Von nützlichen Reaktionen der *Hydra* ist noch die Lagereaktion zu erwähnen, die darin besteht, daß sie, wenn ihr Fuß vom Boden künstlich entfernt wird, aktive Bewegungen ausführt, die dahin zielen, die aufrechte Stellung wieder anzunehmen.

Von der Schwerkraft herrührende Reize (Geotaxis) spielen dabei, nach G. WAGNER, keine Rolle.

Zweckmäßige Reaktionen im Gebiete der Fortpflanzung (die also zur Erhaltung der Species dienen) wurden bisher nicht beschrieben.

B. Actinien.

Morphologisches. Den Gebrüdern HERTWIG (14) verdanken wir hauptsächlich die anatomischen Kenntnisse des Nervensystems dieser Tiere, welches im großen und ganzen demjenigen der *Hydra* entspricht. Im ganzen Actinienkörper finden sich, auch mit den übrigen Geweben vermischt, nervöse Elemente (Nervenfasern wie Nervenzellen), die plexusartig angeordnet sind. An der Mundscheibe, sowie an der Basis jedes Tentakels findet sich jedoch eine erhebliche Verdichtung von Nervenelementen, die ebenfalls auf eine erste Zentralisation hindeutet.

Die Endorgane sind auch hier dieselben wie bei *Hydra* (vgl. oben).

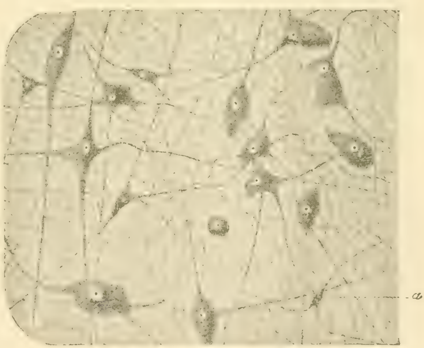


Fig. 2. Ganglienzellen und Nervenfibrillen einer Actinie (R. HERTWIG).

Die Reaktionen dieser Tiere decken sich wesentlich mit denjenigen der *Hydra*, mit der sie die wichtigsten Lebenserscheinungen gemein haben. Denn sie sind ebenfalls typische benthonische Bewohner des Meeres und haften am Boden oder an Felsen oder auch an beweglichen festen Gegenständen (z. B. *Adamsia*, die auf dem Schneckengehäuse des Einsiedlers symbiotisch lebt) mit ihrer Fußscheibe fest. Die hier meist sehr zahlreichen Tentakel dienen ebenfalls als Fangarme und Fühler zugleich, die die Beute ergreifen und mit ihren Nesselkapselzellen abtöten und

zur Mundöffnung hinführen. Auch hier wurden keine differenzierten Sinnesorgane beschrieben.

a) Spontane oder überhaupt irgendwie ausgelöste Lokomotionsbewegungen sind hier jedoch zum Unterschied von *Hydra* recht spärlich. Sie können nur langsam mit ihrer Fußscheibe auf dem Boden kriechen.

Auch sonstige spontan auftretende Tätigkeitserscheinungen sind nicht bekannt. Wer Gelegenheit hatte, die durch ihre bunte Färbung so auffallenden Seerosen in einem ruhigen Bassin längere Zeit zu beobachten, dem ist es sicher nicht entgangen, wie sie mit ausgestreckten Tentakeln unbeweglich dastehen, so daß nicht nur die äußere Gestalt, sondern auch ihre gewöhnliche Bewegungslosigkeit den Namen Anthozoen berechtigt erscheinen läßt.

b) Die durch künstliche Reize hervorgerufenen Tätigkeitserscheinungen entsprechen ebenfalls vollkommen denjenigen der *Hydra*.

1. Schädliche Reizwirkungen.

Jede schädliche Reizwirkung (mechanische, elektrische, chemische und thermische Reizung) hat auch hier je nach der Reizart und Reizstärke mehr oder minder ausgedehnte Kontraktionserscheinungen zur Folge. In den extremen Fällen werden die Tentakel vollkommen retrahiert, und darauf schließt sich das orale Ende über ihnen sphinkterartig zu. Auch die Körperwände (Mauerblatt) ziehen sich zusammen, so daß der Gesamtkörper dabei eine fast kugelige Form annimmt.

Eingehende und sorgfältige Untersuchungen über die Wirkung von meist lokal angebrachten mechanischen und chemischen Reizen an Actinien (*Adamsia Rondeleti*, *Aiptasia saxicola*, *Heliactis belli, Anemonia sulcata, Cerianthus membranaceus* und *Actinia cari*) wurden von W. Nagel (22, 24) angestellt. Dieser nahm sich hauptsächlich vor, festzustellen, wie die verschiedenen Gegenden des Körpers dieser Tiere auf mechanische oder chemische Reize zu reagieren vermögen. Auch Loeb (17) verdanken wir einige wichtige Beobachtungen.

Hervorzuheben ist zunächst, daß auch hier wesentlich verschiedene Reaktionen erhalten werden, je nachdem indifferente (schädliche) oder aber spezifisch wirkende, meist zur Nahrung in Beziehung stehende Reize angewendet werden. Nur in letzterem Falle sind kompliziertere, wohlgeordnete und zweckmäßige ausgedehnte Bewegungen der verschiedenen Partien des Körpers zu beobachten, ähnlich wie im obigen Falle bei *Hydra*. Auf die übrigen Reize reagiert das Tier immer gleich, und zwar, wie erwähnt, mit einer mehr oder weniger ausgedehnten Kontraktion des Körpers, auf welche natürlich früher oder später die Wiederstreckung des Tieres folgt.

Schon frühere Beobachtungen hatten gelehrt, daß die bloße Berührung eines Tentakels (die aber wahrscheinlich mit einer allgemein wirkenden Erschütterung verbunden war, s. u.) bei *Sagartia parasitica* eine energische Kontraktion des ganzen Tieres auslöst. Gleichzeitig werden die Akontien[1]) ausgeschleudert.

[1]) Das sind Fäden, die bei gewissen Arten unterhalb der Mesenterialfilamente entspringen und mit Nesselkapseln dicht besetzt sind und zur Verteidigung, sei es durch die Mundöffnung, sei es durch Poren des Mauerblattes (Cincliden), herausgeschleudert werden (R. Hertwig).

Eine Eigentümlichkeit tritt nach M. WOLFF (40) bei diesen Reaktionen hervor, daß nämlich jeder starke taktile Reiz (wie etwa kräftiges Umrühren des Wassers) eine viele Stunden lang die Einwirkung des Reizes überdauernde Kontraktion hervorruft. Diese Eigentümlichkeit ist nicht nur am ganzen unverletzten Tier, sondern auch an überlebenden Teilstücken (das Mauerblatt der Fuß- oder der Mundscheibe, des Magenrohrs und der einzelnen Tentakel) wahrnehmbar.

Auch die Actinien sind übrigens für allgemein wirkende Erschütterungen ihres Mediums überaus empfindlich und reagieren darauf ebenfalls mit einer Gesamtkontraktion ihres Körpers.

Werden die mechanischen Reize aber sorgfältig lokal, z. B. auf einem Tentakel appliziert, so reagiert nur der gereizte Körperteil mit einer Kontraktion, was schon v. HEIDER (11) an *Cerianthus membranaceus* beobachtet hatte. „Berührt man den Tentakel eines entfalteten *Cerianthus*, so kontrahiert sich derselbe allein, ohne daß das übrige Tier alteriert würde, und trägt man einen Tentakel mit einem raschen Scherenschnitt ab, ohne die benachbarten Fangarme zu berühren, so kontrahiert sich der Rest des Tentakels sehr heftig, das Tier bleibt so ruhig, als wäre es gar nicht verletzt worden.“ Der abgeschnittene Tentakel, wie überhaupt jedes herausgeschnittene Stückchen des Körpers reagiert, nachdem es sich nach der durch die Verletzung ausgelösten Kontraktion wieder gestreckt hat, noch tagelang auf jegliche schädliche Reizwirkungen ebenso, als wenn es mit dem intakten Tiere in Verbindung stände, nämlich mit mehr oder weniger ausgedehnten Zusammenziehungen.

Von den Untersuchungen NAGELS (24) mit lokalisierten mechanischen (Glasfaden, der mit den verschiedenen Körperregionen in Berührung gebracht wurde) und chemischen (Chinin, Cumarin, Vanillin, Pikrinsäure) Reizen sei noch folgendes erwähnt:

„Als allgemeines Ergebnis (schreibt er) kann . . . . hingestellt werden, daß die Empfindlichkeit für alle Reizarten bei ihnen lokalisiert, nicht diffus verbreitet ist, daß die Tentakel der hauptsächlichste Sitz dieser Empfindlichkeit sind, und daß die übrige Körperbedeckung nur geringfügige Sensibilitätsäußerungen zu erkennen gibt. . . . Während allerdings für mäßig starke chemische Reize ganz ausschließlich die Tentakel empfänglich sind, besteht eine gewisse geringe Reizbarkeit durch mechanische Einwirkungen auch an anderen Stellen.“ *Adamsia* z. B. pflegt ihren Tentakelkranz mit einem plötzlichen Rucke einzuklappen, wenn man, auch unter Vermeidung jeglicher Erschütterung, für die auch sie sehr empfindlich ist, über die Haut des Mauerblattes mehrmals hinstreicht.

Auch der Sohlenrand ist bei einigen Arten für lokalisierte mechanische Reize empfindlich, die Reaktionen scheinen jedoch verschieden zu sein. *Adamsia* retrahiert dabei den Tentakelkranz. Bei *Aiptasia* tritt dagegen sofortige Verkürzung des ganzen Tieres auf; „mit einem plötzlichen Rucke wird die Tentakelkrone der Basis des Körpers genähert, welcher dabei eine mehr kugelige Gestalt annimmt. Die Tentakel pflegen während dessen ausgestreckt zu bleiben.“

Die Sohle selbst zeigte sich bei allen den untersuchten Arten für solche mechanische Reize[1]) unempfindlich.

1) Aus diesem negativen Erfolge durfte NAGEL nicht schließen, daß diese Hautgegend für mechanische Reize überhaupt unempfindlich ist. In der Anwendung

Die wulstartige Umgebung des Mundes wäre sowohl für chemische wie für mechanische Reize empfindlich. Gegen diese Annahme sprechen jedoch andere Versuchsergebnisse Loebs. Doch sind nach Nagel nicht alle Stellen der Mundscheibe mechanisch unempfindlich. Berührung der Tentakelbasis und der angrenzenden Hautgegenden z. B. hat plötzliches vertikales Aufrichten der bis dahin mehr wagerecht ausgestreckten Tentakel zur Folge, die dabei auch etwas nach innen geklappt werden. Bei *Aiptasia* öffnet oder schließt sich der Tentakelkranz stets als Ganzes, bei *Adamsia* sind dagegen die einzelnen Partien selbständiger, was noch deutlicher bei den unten zu besprechenden Nahrungsreaktionen zutage tritt.

2. Nützliche Reizwirkungen.

Auch hier sind, wie bei *Hydra*, vor allem die komplizierteren, wohlgeordneten Reaktionen zu erwähnen, die zur Nahrungsaufnahme dienen. Sie unterscheiden sich von den vorangehenden hauptsächlich durch die Mannigfaltigkeit der Bewegungen, namentlich aber durch ihre Ordnung (wahre Koordination).

Daß die Actinien auf Nahrungsstoffe anders reagieren als auf die übrigen Reizarten, wußte schon v. Heider. „Es genügt, in das Wasser ein kleines Stückchen rohen Fleisches zu hängen, um alle Actinien des Aquariums zum Entfalten zu bringen und die *Cerianthus* aus ihrer Röhre zu locken. Wird einem Tentakel ein Fleischstückchen übergeben, so befördert er es rasch in die Mundöffnung, verhält sich jedoch ganz apathisch, wenn der ihn berührende Körper unverdaulich, etwa eine Papierkugel, ein Steinchen u. dgl. ist."

Ueber denselben Gegenstand haben dann Pollok (28), Loeb (17), Nagel (24) und Parker (25) weitere Untersuchungen angestellt, die übereinstimmend dargetan haben, wie fein die Unterscheidungsfähigkeit ist, welche diese Tiere dabei aufweisen. Im folgenden seien die Hauptversuchsergebnisse Nagels erwähnt, die sich übrigens mit den oben erwähnten an *Hydra* vollkommen decken.

Wird ein Stückchen Sardinenfleisch mit einem Tentakel in Berührung gebracht, so reagiert zunächst der berührte Teil mit Ent-

---

inadäquater Reize liegt eben ein Fehler der Methodik. Denn dieser Körperteil wird, wie gesagt, von einigen Arten zum Kriechen und vor allem zum Anheften an feste Körper (Boden) verwendet. Er muß also gerade auf solche spezifische Berührungsreize ansprechen. Um diesen Widerspruch zu beseitigen, nimmt freilich Nagel an, daß hierzu Nervenerregung und Nervenleitung nicht notwendig seien. „Ja schon eine Schicht unter dem Epithel gelegener Muskulatur würde ausreichen, um das Sichanheften und das Anpassen an die Unterlage zu erklären." Er nimmt die Existenz von „Neuromuskelzellen" an. Wie kann aber dann das übrige Tier, d. h. das übrige Nervensystem, von den Bewegungen dieses Teiles des Körpers Kenntnis erhalten und nötigenfalls dieselben beeinflussen? Den negativen Erfolg solcher lokalisierten, mit einem Glasfaden applizierten Reize kann man vielmehr durch die Annahme erklären, daß eben zur Auslösung der genannten spezifischen Sohlenbewegungen adäquate mechanische Reizarten notwendig sind, z. B. die einer glatten, ausgedehnten Fläche, wenn dem Tier gerade die Unterlage fehlt. Man hätte hier wiederum dieselben Verhältnisse, wie bei den unten zu besprechenden Nahrungsreaktionen, die ebenfalls nur durch adäquate chemische Reize auslösbar sind. Dafür sprechen in der Tat die von Loeb erzielten Ergebnisse, sowie die von G. Brunelli (5) beobachteten eigenartigen Reizbeantwortungen seitens der *Adamsia Rondeleti*, die mit den Paguriden auf ihrem Gehäuse symbiotisch lebt und von ihnen durch bestimmte, an verschiedenen Körpergegenden applizierte mechanische Reize entweder zum Anheften oder zum Loslassen veranlaßt wird.

ladung der Nesselkapselzellen (wodurch auch Anheftung des Tentakels an das Fleischstück erfolgt), und hierauf mit Kontraktion (welche eine Krümmung des Tentakelteiles um das Stück bewirkt) und Biegung des ganzen Tentakels (an seiner Basis) nach einwärts, wodurch der Gegenstand dem Munde genähert wird. Sodann erfolgt die Beteiligung der anderen Tentakel, welche jedoch bei den verschiedenen Arten verschieden ist. Bei *Aiptasia* z. B. bewegen sich dabei, wie erwähnt, alle übrigen Tentakel einwärts und klappen über dem ergriffenen Bissen zusammen. „Der Fangapparat der *Aiptasia* funktioniert also stets als Ganzes, die Bewegung der einzelnen Tentakel steht in einer so nahen Korrelation, daß der Zusammenziehung eines Teiles derselben stets die Kontraktion der übrigen auf dem Fuße folgt. Anders bei *Adamsia*: ein kleines Fleischstück wird hier zunächst nur von einem Teile (etwa $^1/_6$—$^1/_8$) der Tentakel ergriffen und festgehalten, und erst nach geraumer Zeit (oft nach einer Minute oder noch später) biegen sich auch die übrigen Fangarme dem Munde zu, um sich über der festgehaltenen Beute zusammenzuschließen und diese in den Mund zu befördern. Bei *Adamsia* (und noch mehr bei *Heliactis*) sind also die einzelnen Randpartien mit ihren Tentakeln ziemlich autonom." Dieser Unterschied ist auch teleologisch erklärbar, da beide letzteren Arten eine größere Zahl Tentakel besitzen.

Während der Beförderung der Speise durch die Tentakel wird außerdem der enge runde Mund ein wenig erweitert und gegen die Seite hin verzogen, wo sich die Speise befindet. Wenn auf diese Weise das Stück auf den Mund gelangt ist, wird es verschluckt, und damit der ganze äußere Bewegungskomplex beendet.

Die dabei spezifisch wirkenden Reize sind zweierlei: mechanisch und chemisch. Darüber sind alle Forscher einig. Wird z. B. ein im Seewasser aufgeweichtes Papierbällchen von gleicher Konsistenz und Größe, wie das Sardinenfleischstückchen, mit den Tentakeln in Berührung gebracht, so wird es nicht ergriffen: es wird vielmehr fallen gelassen. Ausgewässertes Sardinenfleisch wird langsam und träge ergriffen. Ein mit Fleischsaft eingeweichtes Papierbällchen löst dagegen zunächst die gleichen komplizierten Reaktionen aus, wie das Fleischstück. Es werden jedoch in diesem Falle nicht alle bis zur Verschlingung des Papierbissens führenden Bewegungen ausgeführt, sondern bald darauf wird das Stück losgelassen und vom Tentakelkranz aktiv entfernt.

Auch die dabei sich abspielenden Bewegungen, welche zur Entfernung eines fremden Gegenstandes dienen, sind kompliziert und wohlgeordnet. Der Gegenstand wird „in zierlicher, gewöhnlich ziemlich langsamer Bewegung von einem Arm zum anderen weitergegeben", und zwar immer nach einer bestimmten Richtung, d. h. nach der Richtung der Peripherie des Tentakelkranzes, bis der äußerste Arm erreicht ist, welcher den Gegenstand einfach fallen läßt.

Die Wirksamkeit der oben erwähnten spezifischen Reize, die die Nahrungsreaktionen auslösen, steht übrigens auch hier, wie bei *Hydra* (vgl. oben p. 38), in engem Zusammenhang mit der „Stimmung" der betreffenden Tiere, d. h. mit ihrem Hungerzustande. Hungern die Tiere seit langer Zeit, so genügen schon die mechanischen Reize allein zur Auslösung des vollständigen Reaktionskomplexes.

Hat *Adamsia* z. B. (erzählt Nagel) mehrere Tage gehungert, so ergreift und verschlingt sie auch einfache Papierbällchen.

Andererseits erwähnt er, daß einige Arten sehr feine Unterschiede zwischen chemischen Nahrungsreizen zeigen können. „So fressen *Anemonia* und *Actinia* nicht abgeschnittene Tentakel der eigenen Art; dagegen frißt *Anemonia* einen Tentakel von *Actinia*, diese aber nicht einen von *Anemonia* etc.“

Von sonstigen komplizierten zweckmäßigen Reaktionen wurde noch von Loeb (18) an Actinien die Bewegungsreihe beschrieben, die diese Tiere vollführen, wenn sie auf den Kopf gestellt werden, um die ursprüngliche Stellung mit dem Kopf nach oben und den Fuß nach unten wieder zu erlangen. Nach Loeb ist dabei der spezifisch wirkende Reiz vor allem der der Schwerkraft, es würde sich also um einen einfachen Fall von Geotaxis handeln, im Gegensatz zu den obigen Angaben G. Wagners an *Hydra*; hierauf soll später noch eingegangen werden.

Wie die bisher beschriebenen Tätigkeitserscheinungen (deren Gesamtheit als Verhalten — Behavior der Engländer und Nordamerikaner — der Tiere gegen die Umgebung bezeichnet werden kann) in ihrem Zustandekommen nicht allein von der Einwirkung der besonderen äußeren Reize, sondern auch von inneren Zuständen des Tieres abhängen, zeigen deutlich die Versuchsergebnisse, welche Jennings (15) an verschiedenen Actinien erzielte, und die verdienen, hier eingehender erörtert zu werden.

Das Gesamtergebnis der bisherigen Untersuchungen (so schreibt er in der Einführung) ist die weit verbreitete Ansicht, daß das Verhalten der niederen Tiere aus unveränderlichen Reflexen besteht, die in der gleichen Weise unter denselben äußeren Bedingungen zustande kommen. Dies entspricht nicht der Wirklichkeit und führt zu einer grundfalschen Auffassung von der Natur des Gehabens der Tiere. Innere Zustände und innere Aenderungen sind ebenso wichtig für das Zustandekommen der Reflexe, wie die äußeren Reize, indem durch die ersteren die durch letztere bewirkten Reaktionen grundsätzlich modifiziert werden.

Zunächst berücksichtigt Jennings die durch Aenderungen in den Zuständen des Stoffwechsels (Hunger oder Sattsein) herbeigeführten Modifikationen im Verhalten der Actinien, hauptsächlich an der Hand der Futter- und der Rejektionsreaktion.

An *Stoichactis Helianthus* fand er folgendes:

Die Nahrungsreaktion hängt von der Berührung mit dem Fleisch ab, d. h. von chemischen Reizen in Verbindung mit Kontaktreizen. Panzerteile von Kreben oder andersartige indifferente Gegenstände werden gewöhnlich nicht ergriffen, obgleich in seltenen Fällen auch Filtrierpapier verschluckt wird. Diese Tiere fressen viel. Zwanzig und noch mehr Stücke von Krebsen, darunter auch große Beine, können auf diese Weise nacheinander aufgenommen werden, bis der Leib der Actinie zu einem wahren Sack, voll von Krebsteilen, ausgedehnt ist. Bei den letzteren Reaktionen der Reihe verläuft jedoch der Vorgang der Nahrungsaufnahme bedeutend langsamer, als ob das Tier allmählich satt würde. Mitunter zeigt sich dann ein auffallendes Wechselspiel der positiven Nahrungsreaktion und der negativen Verweigerungsreaktion. Der innere Zustand befindet sich in einem unbeständigen Gleichgewicht, infolgedessen kann er leicht entweder zur positiven oder zur negativen Seite hinneigen.

Ist *Stoichactis* satt geworden, so nimmt es kein Futter mehr zu sich. Die dabei auftretenden Reaktionen können verschieden ablaufen, doch lassen sie immer, wie gewöhnlich, den Zweck erkennen, den Gegenstand zu entfernen, d. h. ins Wasser fallen zu lassen. Diese Verweigerungsreaktion ist durch eine weitgehende Veränderlichkeit ausgezeichnet. „Die ungenießbaren Reste oder das verweigerte Futter setzen mehrere Mechanismen nacheinander in Aktion; gelingt es diesen nicht, die Reizquelle zu entfernen, so treten andere in Aktion, bis einer von ihnen das Ziel erreicht.“

„Somit (schließt Jennings) kann an *Stoichactis* derselbe Reiz (Krebsfleisch) in demselben Individuum in einigen Fällen die lange Reihe der Reaktionen hervorrufen, welche die Verschlingung des Futters bewirken, in anderen Fällen dagegen die komplizierten und variablen Reaktionen, die das Wegwerfen erzielen, schließlich in anderen Fällen noch eine Kombination beider Reaktionen. Der entscheidende Faktor ist immer der Zustand der Stoffwechselvorgänge.“

Jennings stellte ferner ähnliche Versuche an zwei Species *Aiptasia* (und zwar an *Aiptasia annulata* und an einer anderen *Aiptasia*, die er nicht genau identifizierte und welche er mit dem Namen A. No. 2 belegte) an. Die dabei erzielten Ergebnisse faßt er in folgender Weise zusammen:

Im Hungerzustande nimmt das Tier Fleisch ebenso wie Filtrierpapier auf; im satten Zustande nimmt es keines von beiden. Gewöhnlich hört die Neigung zur Aufnahme für beide Reize zugleich auf; doch hört die Reaktion auf den schwächeren Reiz (Filtrierpapier) früher auf, als die auf den stärkeren, ebenso wie ein höheres Tier, welches nicht hungrig ist, die meisten Speisen verweigert, während es besonders leckere Bissen annimmt.

Aiptasia annulata kann viel leichter dazu veranlaßt werden, mit Krebssaft getränktes Papier zu verweigern, wenn man es mit Fleisch allein, als wenn man es mit getränktem Papier, oder auch abwechselnd mit beiden Objekten füttert. Daraus ergibt sich also, daß bei diesem Tier der Zustand des Hungers oder des Sattseins den wesentlichen Faktor für sein Verhalten darstellt.

Die Versuche zeigen ferner, daß es nicht die einfache mechanische Füllung der Verdauungshöhle ist, welche die Annahme oder die Verweigerung bewirkt, sondern gewisse Aenderungen in den Stoffwechselvorgängen. Füllung der Verdauungshöhle mit Filtrierpapier spielt dabei nicht die gleiche Rolle, wie die Füllung mit Fleisch. Selbst wenn die Höhle so voll ist, daß Papierstücke wiederholt erbrochen werden, werden trotzdem neue Stücke rasch wieder aufgenommen. Bei *Aiptasia* No. 2 z. B. wird ein Papierstück, welches nach einer gewissen Zeit, während welcher es in der Höhle zurückbehalten worden war, erbrochen wurde, gewöhnlich sofort wieder verschluckt, nachdem es auf die Mundscheibe zurückgekommen war.

Wenn sich der Zustand dem Sattsein nähert, können manche auffallenden Kombinationen und Variationen der positiven und der negativen Reaktionen zutage treten.

Schon Nagel und Parker hatten an *Adamsia* und *Metridium* beobachtet, daß, wenn die Tentakel einer bestimmten Gegend der Mundscheibe nach wiederholten Versuchen das getränkte Filtrierpapier abzuweisen begannen, diejenigen einer anderen Gegend derselben Mundscheibe das Papierstück gleichwohl weiter bis zur Mundöffnung

brachten. Bei *Aiptasia* No. 2 fand Jennings Aehnliches. Krebsfleisch wurde den Tentakeln der linken Seite dargereicht; sie brachten es zum Mund, der es verschluckte, ohne daß daran die Tentakel der rechten Seite teilnahmen. Nachdem die Tentakel der linken Seite 5 Stücke aufgenommen hatten, reagierten sie nurmehr sehr langsam, indem ein Stück Fleisch mehrere Sekunden auf ihnen liegen blieb, ehe es ergriffen wurde. Das folgende Fleischstück, welches von diesen Tentakeln nicht sofort ergriffen worden war, wurde nun auf die Tentakel der rechten Seite übertragen. Diese nahmen es sofort und brachten es rasch zum Mund. Daraus ergibt sich nach Jennings, daß die vorangehende Erfahrung der einzelnen Tentakel bei deren Verhalten eine gewisse Rolle spielt. Häufig gereizte Tentakel verlieren allmählich die Neigung zur Reaktion, entweder infolge von Ermüdung oder aus anderen Ursachen. Der Umstand, daß dies durch Reizung mit Fleisch, d. i. der besten Fütterungsart, bewirkt wird, würde anscheinend darauf hinweisen, daß Ermüdung die Ursache ist. Doch zeigt nach Jennings der übrige Teil des Versuches, daß diese bloß eine geringe Rolle bei der Aenderung des Gesamtverhaltens spielt. Denn wenn das Sattsein durch die Reaktionen der Tentakel einer Seite herbeigeführt worden war, so waren auch die Tentakel der anderen Seite von demselben Zustand betroffen. Somit ist klar, daß das Tier eine ungeteilte Einheit darstellt, soweit es sich um den Hunger- oder Sättigungszustand handelt. Es ist der allgemeine Vorgang des Stoffwechsels, welcher den Hauptfaktor für das Zustandekommen der Nahrungsreaktion bildet.

Wie Torrey (34) an *Sagartia* gezeigt hat, unterscheiden sich die Reaktionen der satten Actinien von denjenigen der hungernden auch noch auf andere Weise. Das gut gefütterte Tier reagiert viel weniger prompt und stark auf einfache mechanische Insulte. Auf Berührung mit einer Nadel reagiert die gefütterte *Adamsia* entweder gar nicht, oder sie kontrahiert sich sehr schwach; dagegen reagiert das hungernde Individuum rasch und kräftig. Schwache Erschütterung des Wassers hat keine Wirkung auf das gefütterte Tier, während sie das hungernde sich stark kontrahieren läßt. Dasselbe gilt auch für chemische Reize. Die Bedeutung dieser Tatsachen für die Intensität der Reaktionen dieser Tiere liegt auf der Hand. Es läßt sich keine „normale“ Reizstärke für die Auslösung einer Reaktion angeben, auch nicht für ein gegebenes Individuum, da sich der Zustand des Stoffwechsels und damit die Neigung zu Reaktionen kontinuierlich ändert.

Daraus ergibt sich offenbar auch, daß die durch die Modifikation der Stoffwechselzustände bewirkten Aenderungen in den Reaktionen nicht als allgemeine Zu- oder Abnahme der Empfindlichkeit (d. h. quantitative Aenderungen) allein gedeutet werden dürfen. Weit bedeutender ist die durchaus qualitative Aenderung im Wesen der Reaktionen auf gewisse, von derselben Ursache bewirkte Reize, wie wir dies sowohl an *Stoichactis* wie an *Aiptasia* gesehen haben.

In einer zweiten Versuchsreihe suchte Jennings festzustellen, ob sich diese Tiere periodisch wiederholten Reizungen anpassen. Er fand an *Aiptasia annulata* Erscheinungen, die den obigen (p. 36) analog waren. Hierzu ließ er auf die ausgestreckte Mundscheibe Wassertropfen aus einer Höhe von etwa 30 cm fallen, worauf das Tier sich stark kontrahierte. Er sah, daß, wenn die Tropfen in einem Zeitabstand von höchstens 3 Minuten aufeinander folgen, die Tiere auf

die folgenden Tropfen nicht reagieren. Wenn der Zeitabstand länger war als 5 Minuten, konnte sich JENNINGS nicht mit Sicherheit vom Auftreten einer Anpassung überzeugen.

In einer dritten Versuchsreihe suchte er dann den Einfluß bestimmter vorhergegangener Tätigkeitserscheinungen auf die Reaktionen festzustellen. Aus diesen Versuchen zog er folgende Schlüsse:

Die Ausführung bestimmter Aktionen hat die Herbeiführung gewisser strukturellen Zustände zur Folge. Diese Zustände dauern in einem geringen Maße auch während der Intervalle zwischen dem Auftreten der Aktionen fort. Bei jeder neu auftretenden Tätigkeitserscheinung äußern sie dann ihren Einfluß dadurch, daß sie die letzteren veranlassen, in der gleichen Weise abzulaufen, wie die vorhergegangenen. Dies hat schließlich das Ergebnis zur Folge, welches wir als Gewöhnung (habit) zu bezeichnen pflegen.

Von den allgemeinen und vergleichenden theoretischen Betrachtungen, die JENNINGS am Schlusse seiner Abhandlungen anstellt, seien hier die folgenden hervorgehoben.

Die Gesamtheit der Tätigkeitserscheinungen und deren Modifikationen ist offenbar befähigt, den Organismus seiner Umgebung derart anzupassen, daß die funktionellen Vorgänge sich unter allen Bedingungen abspielen können. Das Verhalten stellt, ebenso wie dasjenige höherer Tiere, ein Kompromiß zwischen den verschiedenen Bedürfnissen dar, die das Tier infolge seiner physiologischen Vorgänge aufweist.

Die Durchsicht der bisherigen Literaturangaben zeigt, daß es auch bei den Cölenteraten eine Abhängigkeit ihres Verhaltens von den jeweiligen Zuständen der inneren funktionellen Vorgänge, insbesondere von denjenigen des Stoffwechsels, gibt.

Dieselbe Abhängigkeit wurde auch bei anderen Tiergruppen festgestellt, selbst bei denjenigen, die weit niedriger stehen als die Cölenteraten — nämlich den Protozoen, und besonders den Bakterien.

Die angeführten Tatsachen zeigen ohne weiteres, daß in manchen Fällen der ausschlaggebende Faktor bei den Reaktionen auf Reize nicht von der anatomischen Gestalt des Körpers dargestellt wird, den man sich einfachen Gesetzen der Leitung gehorchend denkt, sondern von der Beziehung zwischen der Wirkung des äußeren Agens (Reizes) und den inneren Vorgängen. Die aus diesen Beobachtungen sich ergebende Frage, wie derselbe Reiz in der gleichen Stärke, auf den gleichen Ort des Körpers appliziert, qualitativ verschiedene, ja selbst entgegengesetzte Folgen auslösen kann, je nach den inneren Stoffwechselzuständen, scheint bisher keine genügende Beachtung gefunden zu haben. Es ergeben sich daraus offenbar erhebliche Schwierigkeiten für eine einfache mechanische Auffassung des Reflexvorganges, die sich auf die anatomische Struktur des Organismus gründet. Der Organismus darf aber nicht als ein statisches Struktursystem angesehen werden, auf welches die äußeren Agentien in einer einfachen und unabänderlichen Art einwirken müssen. Der Organismus ist ein Vorgang . . .

Die Stoffwechselvorgänge sind nicht die einzigen, welche im Tierkörper stattfinden und von diesem Standpunkt aus betrachtet werden müssen. Eine unendliche Zahl anderer Prozesse laufen gleichzeitig ab, und die Beziehung der äußeren Agentien zu diesen Vorgängen kann ebenfalls die Reizbeantwortung (Verhalten) mitbestimmen. Dies

verleiht den Erscheinungen der Reizbeantwortung ihre Kompliziertheit. Eine solche Ansicht unterschätzt die Schwierigkeit der Frage des Verhaltens durchaus nicht.

Die inneren modifizierenden Bedingungen müssen zuerst bei den niederen wie bei den höheren Tieren zum Gegenstand einer planvollen und eingehenden Untersuchung gemacht werden, ehe das Studium des Verhaltens der Tiere auf eine wirklich wissenschaftliche Grundlage gestellt werden kann.

Soweit Jennings.

Zu den vorangehenden Schlußbetrachtungen Jennings' wäre vielleicht folgendes zu bemerken:

Daß die rein morphologischen Schemata des Baues und der Zusammensetzung des Nervensystems nicht imstande sind, uns eine befriedigende Erklärung aller dieser Tätigkeitserscheinungen zu liefern, steht wohl heutzutage für den Physiologen zweifellos fest. Im einleitenden Kapitel haben wir gesehen, daß für eine befriedigende Lösung des Problems der nervösen Funktionen eine Analyse des chemischen und energetischen Geschehens erforderlich ist. Gerade ein Teil der von Jennings zutage geförderten Tatsachen liefert zwingende Gründe zur Stütze dieser Auffassung.

Doch scheinen andererseits die obigen Erörterungen Jennings' zu schematisch und zugleich zu unbestimmt, wenigstens vom Gesichtspunkte der Frage nach den Funktionen des Nervensystems. Denn er bezieht sich dabei fast durchweg auf das „Verhalten der Tiere" im allgemeinen und spricht demzufolge fast immer, besonders in seiner ersten, wichtigen Versuchsreihe über den Einfluß der inneren Zustände des Hungers oder Sattseins der Tiere, von Aenderungen im Stoffwechsel des ganzen Tieres im allgemeinen. Vielleicht hätte er mit Erfolg den Schauplatz dieser Vorgänge im Nervensystem genauer lokalisieren und dann die hier bekannten Erscheinungen der Hemmung bezw. Bahnung in Betracht ziehen können.

Bei der bisherigen Besprechung sind sowohl an *Hydra* wie an Actinien diejenigen Reaktionen unerwähnt geblieben, die bei diesen Tieren durch die Lichtstrahlen hervorgerufen werden.

Ueber die Wirkung dieses vielfach als adäquater Reiz fungierenden Faktors (so ist z. B. der Umstand zu erwähnen, daß Licht für die Zoochlorellen tragenden Hydren eine notwendige Lebensbedingung ihrer Symbionten darstellt) liegen allerdings nur spärliche Untersuchungen vor. Schon Trembley sah, daß Hydren die ausgesprochene Neigung zeigen, sich an den bestbeleuchteten Orten ihrer Behälter zu sammeln. Aehnliche Beobachtungen wurden auch an Actinien von älteren Forschern und neuerdings auch von M. Wolff beschrieben.

Das Licht übt also eine richtende Wirkung aus, die deshalb mit den an anderen einfacheren Lebewesen bekannten Erscheinungen der Phototaxis vielfach verglichen wurde.

Hier, wo jegliche Einrichtung zur Aufnahme und Analyse bestimmter Lichtstrahlen (Auge) fehlt, muß die Lichtenergie eben als solche diffus wirken, und die Tiere können nur auf Unterschiede der Lichtstärke[1] (Licht und Schatten) im ganzen reagieren. Lichtbilder und

1) Diese Fähigkeit, die diese Tiere mit den Pflanzen gemein haben, hat Nagel mit dem Namen „photoskioptischer Sinn" belegt, im Gegensatz zu den mit wahren

somit fernstehende Gegenstände vermögen sie durch den Lichtsinn nicht wahrzunehmen.

Von den fernwirkenden Reizen können sie also hauptsächlich nur auf mechanische (Erschütterungen ihrer Umgebung) oder auf chemische Reize mit spezifischen Reaktionen antworten.

Von den in ihrer Umgebung wirkenden Energieformen (Reizen) können sie also nur die letzteren als wirksame Reize benützen, um ihre Nahrung oder ihre Feinde usw. wahrzunehmen.

C. Die Frage nach der Funktion des Nervensystems bei Polypen und Actinien.

Vielfach ist der Gedanke geäußert worden, daß es zur Erklärung der erörterten Leistungen nicht notwendig ist, eine gesonderte Funktion des Nervensystems anzunehmen. Durch die elementaren Eigenschaften (direkte Reizbarkeit und Erregungsleitung) der peripheren Gebilde, d. i. der untereinander verbundenen Muskel- oder Drüsenzellen, könnten alle die genannten Reaktionen erklärt werden. Dies ist die Annahme Loebs, der den anatomischen Nachweis von Nervenelementen in den Actinien zu verkennen scheint, und zum Teil wenigstens auch die von Wagner und Jennings (15).

Auf der anderen Seite stehen R. Zoja, W. Nagel und M. Wolff, die in den Handlungen dieser Tierformen nicht nur das weitgehende Eingreifen des Nervensystems, sondern zum Teil sogar hoch komplizierte psychische Vorgänge (wie Willen, Bewußtsein etc.) erblicken.

Wir wollen uns im folgenden darauf beschränken, an der Hand der experimentellen Befunde zu erörtern, ob und inwieweit die Annahme einer Funktion des Nervensystems bei diesen Tieren berechtigt ist.

Für die Existenz eines wahren Nervensystems sprechen, wie erwähnt, übereinstimmend die mikroskopischen Befunde. Doch kann dieser Beweis für den Physiologen nicht zwingend erscheinen, der den experimentellen Nachweis der spezifischen Leistungen eines fraglichen Organs fordern muß.

Sehen wir nun zu, ob wir die in dem einleitenden Kapitel erwähnten funktionellen Eigenschaften der Nervenelemente wenigstens teilweise hier wiederzufinden vermögen.

Zunächst ist der Umstand hervorzuheben, daß hier direkte Beobachtungen an aus dem Körper herausgeschnittenen Nervenbestandteilen deshalb unmöglich sind, weil es weder lange in einem Bündel zusammenlaufende Nervenfasern noch aus den übrigen Geweben leicht auszupräparierenden Anhäufungen von Ganglienzellen gibt. Es besteht hier, wie erwähnt, nur ein mit den übrigen Geweben innig vermischtes plexusartig angeordnetes Nervengewebe, das solche Untersuchungen undurchführbar macht.

Wir sind also für unser Vorhaben mehr auf indirekte Beweisführung und zwar im wesentlichen darauf angewiesen, festzustellen, ob hier funktionelle Eigenschaften zutage treten, die den anderen peripheren Gebilden nicht zuzukommen pflegen.

Augen versehenen, d. h. optische Bilder wahrnehmenden Tieren, die er als „ikonoptisch“ bezeichnet.

Bei den zuerst erörterten Reaktionen, jenen nämlich, die auf inadäquate Reize auftreten, sahen wir, daß immer eine einfache, nur in ihrem Umfange je nach der Reizstärke oder der Reizart wechselnde Reaktion auftritt, nämlich die Zusammenziehung und Verkürzung des Gesamtkörpers.

Vom funktionellen Standpunkt aus dürften wenigstens zwei antagonistische Muskelfasersysteme erforderlich erscheinen, nämlich ein System, welches die Verkürzung, und ein zweites, welches die entgegengesetzte Erscheinung, d. h. die Ausstreckung des Tierleibes und der Tentakel, bewirkt [1]).

Die Hypothese, daß nur eine einzige Art von Muskelfasern die beiden antagonistischen Wirkungen erzielt, indem die Fasern nicht nur bei der Kontraktionsphase, sondern auch bei der Expansionsphase tätig sind und in beiden entgegengesetzten Richtungen mechanische Arbeit liefern, dürfte weniger annehmbar erscheinen.

Das Verkürzungsmuskelfasersystem scheint bei diesen Tieren an Kraft dem antagonistischen überlegen zu sein.

Dadurch würde die Reaktion auf schädliche Reize begreiflich. Es bleibt jedoch die Frage zu erörtern, ob diese Reaktion direkt durch Einwirkung der Reize auf die Muskelelemente oder aber indirekt, d. h. durch Vermittlung des Nervensystems, zu erklären ist. Handelt es sich mit anderen Worten um einen wahren Reflexvorgang oder nicht?

Bei Einwirkung stärkerer, direkt auf die Körperoberfläche applizierter Reize (wie elektrischer oder starker chemischer Reize) ist die Frage allerdings schwer zu entscheiden. Es gibt jedoch andere Fälle, die entschieden für die Annahme eines Reflexvorganges sprechen:

1) Die Fähigkeit, sich plötzlich zu kontrahieren, wenn bestimmte schwache mechanische Reize entstehen, wie z. B. bei den geringsten Erschütterungen des Milieus. Wir kennen sonst keine Muskelfasern [2]), die auf derartige mechanische Reizwirkungen direkt reagieren. Andererseits werden wir sehen, daß die hohe Empfindlichkeit gegen die schwächsten Erschütterungen der Umgebung allen Wassertieren eigen ist, bei denen dabei zweifellos das Nervensystem eine Rolle spielt.

2) Die Fähigkeit, sich an solche rhythmisch wiederholte Reize zu „gewöhnen“. Auch diesbezüglich wissen wir, daß die Muskelfasern, direkt mit wirksamen Reizen rhythmisch gereizt, immer noch reagieren, solange nicht Ermüdung oder Erschöpfung eingetreten ist, also sich wesentlich anders verhalten, als diese Tierformen.

3) Von *Hydra* ist noch die Fähigkeit zu erwähnen, auf wiederholte schädliche Reize schließlich mitunter mit Fluchtbewegungen zu reagieren.

Wo aber, meiner Meinung nach, ganz besonders unverkennbar die Eigenschaften des Nervensystems hervortreten, das ist in den Leistungen der zweiten Reihe von Reizbeantwortungen. Die Kompli-

---

1) Für die Annahme zweier Muskelfasersysteme bei *Hydra*, Muskelfasern, welche eine Längsrichtung aufweisen und in innerer Beziehung zum Ektoderm stehen, und andererseits Muskelfasern, die eine Querrichtung haben und dem Entoderm näher stehen, würden auch anatomische Befunde (Jickeli und R. Zoja) sprechen.

2) Die Beweisführung kann allerdings nicht völlig zwingend erscheinen, solange nicht auch die Eigenschaften der diesbezüglichen Muskelfasern experimentell erforscht sind.

ziertheit und zugleich die dabei so klar hervortretende zeitliche und räumliche Anordnung in der Aufeinanderfolge der Tätigkeit der verschiedenen Muskelelemente, die alle in dem einleitenden Kapitel besprochenen Merkmale der Koordination trägt, läßt sich einfach nicht ohne Vermittlung des Nervensystems erklären.

Allerdings finden wir vielleicht auch hier keine Tätigkeitserscheinungen, die infolge einer lokalisierten Reizung einer Hautgegend an weit vom Reizort entfernten peripheren Erfolgsorganen auftreten, ohne daß die dazwischenliegenden sonstigen Zellenelemente in Tätigkeit geraten, was eben nur durch Reizaufnahme, Reizumwandlung und Erregungsleitung durch ein mit diesen Eigenschaften begabtes, die beiden peripheren Gebiete verbindendes Organ (Nervensystem) vermittelt werden könnte.

In dieser Hinsicht ist die folgende Beobachtung NAGELS an Actinien zu erwähnen:

„Niemals bemerkt man, daß ein Fangarm einem anderen zu Hilfe käme, welcher bestrebt ist, einen Gegenstand heranzuziehen, an dem er sich angeheftet hat."

Das Fehlen dieser Erscheinungen könnte jedoch andererseits auch in Einklang mit den sonstigen Eigenschaften des plexusartigen Nervensystems dieser Tiere gebracht werden, dem also u. a. auch lange Nervenbahnen abgehen. Ja, ähnliche Erscheinungen kennen wir auch von anderen plexusartigen Anordnungen des Nervensystems, wie z. B. von dem Nervensystem der Darmwände der Wirbeltiere.

Dafür sind aber folgende Merkmale vorhanden, die der Funktion eines Nervensystems eigen sind.

1) Zunächst sind die oben besprochenen zweckmäßigen Reaktionen zu erwähnen, die infolge von spezifischen Reizen der Nahrung auftreten.

Daß trotz seiner Zweckmäßigkeit manchmal unter bestimmten Umständen der ganze Reaktionskomplex doch seinen Zweck verfehlt, ändert hieran nichts. „Nicht selten (schreibt z. B. NAGEL von den Actinien) geschieht es (z. B. bei *Cerianthus*), daß die zur Anheftung dienenden Nesselapparate der Tentakel bei einer Berührung versagen" . . . und trotzdem erfolgt darauf unnütz die Verkürzung des Tentakels. Dies bedeutet nur, daß die einzelnen Akte zwangmäßig sich abspielen, was aber auch bei den Reflexakten z. B. der Wirbeltiere vorkommen kann.

2) Weiter sind die nicht minder komplizierten und dennoch immer mit koordinierter Regelmäßigkeit ablaufenden Bewegungen der Mundscheibe und der Tentakel der Actinien zu erwähnen, die den Zweck haben, ungenießbare Gegenstände zu entfernen.

Was bei diesen Vorgängen auffällig erscheint, ist der Umstand, daß dabei keine der sonst bei einer ähnlichen künstlich angebrachten mechanischen Reizung eines dieser Tentakel unfehlbar auftretenden Zusammenziehungen seiner Muskelschicht erfolgt (NAGEL). Dieses Ausbleiben einer sonst ausnahmslos auftretenden Reaktion kann nur durch einen Hemmungsvorgang erklärt werden, einen Hemmungsvorgang im Nervensystem, der eben durch den spezifisch wirkenden Reiz ausgelöst wird.

3) Wir finden aber bei eingehender Analyse der erwähnten Erscheinungen noch weitere Beispiele von Hemmungs- sowie auch von Bahnungsvorgängen.

Hemmungs- und Bahnungsvorgänge sind im allgemeinen, wie wir schon gesehen haben, die Hauptbedingungen koordinierter Bewegungen. Und solche koordinierte Bewegungen haben wir hier außer in den betrachteten Fällen noch in den zwar spärlichen, jedoch nicht völlig fehlenden Lokomotionsbewegungen dieser Tiere (Kriechen mit der Fußscheibe oder „Kapriolen"-Bewegungen der Hydren) vor uns.

4) Wichtigere Beispiele von Hemmungen und Bahnungen sind aber noch in den Nahrungsreflexen zu erkennen. Wir sahen, daß die diesbezüglichen Bewegungsreihen mehr minder leicht durch künstliche Reize auslösbar sind, je nach dem Ernährungszustande des betreffenden Tieres. Bei einer seit langem ohne Nahrung gebliebenen *Hydra* oder Actinie können sogar lokalisierte mechanische Reize allein ausreichen, um den ganzen Komplex der Bewegungen herbeizuführen.

Andererseits bleiben alle sonst recht gut wirksamen chemischen und mechanischen Reize erfolglos, wenn das Tier kurz vorher verschluckte Nahrung verdaut oder sich schon sattgefressen hat.

Dies sind typische Bahnungs- und Hemmungserscheinungen. Es handelt sich um tiefgehende Aenderungen in der Reizschwelle, die lediglich durch innere Zustände im Stoffwechsel des Tieres herbeigeführt werden. Wollte man sich zur Charakterisierung dieser Erscheinungen eines psychologischen Wortes bedienen, so könnte man sie als „Stimmungen" bezeichnen.

Daß diese tiefgehenden Aenderungen der Reizschwelle nur durch das Nervensystem vermittelt werden, scheint auf der Hand zu liegen. Denn wir kennen keine solchen Vorgänge, die sich direkt in den kontraktilen oder in den sekretorischen Gebilden abspielen würden. Die Reizbarkeit der letzteren ist eine Größe, die nur durch Erschöpfung geändert zu werden pflegt. Daß aber bei den betrachteten Fällen weder Ermüdung noch Erschöpfung vorliegt, geht deutlich daraus hervor, daß z. B. reichlich mit Nahrung beladene Tiere, welche also nicht mehr auf Nahrungsreize reagieren, sich doch kontrahieren, wenn eine Reizung der ersten Reihe einwirkt oder Fremdkörper aus dem Tentakelkranze entfernt werden sollen.

Bei einem solchen Tiere, das im Magen oder noch auf der Mundscheibe Nahrung trägt, bietet die dabei hervortretende Hemmung weiterer Freßreaktionen keine große Erklärungsschwierigkeit. Man kann in Uebereinstimmung mit ähnlichen Befunden an anderen Tierformen annehmen, daß es sich hier um eine wahre reflektorische Hemmung handelt. Es können die auf die Magenwand (Entoderm) von der Nahrung ausgeübten (chemischen oder mechanischen) Reize sein, die den anderen Bewegungskomplex hemmen.

Anders aber im Falle eines satt gefressenen Tieres, das jedoch keine Nahrung mehr im Magen aufweist, oder eines hungernden Tieres. Hier kann eine solche Annahme reflektorischer Hemmung bezw. Bahnung kaum gemacht werden. Es kann eine andere Erklärungsmöglichkeit in Betracht gezogen werden, daß nämlich hier besondere Zustände des chemischen Geschehens innerhalb der Nervenzellen das Ausschlaggebende sind, wie Jennings annimmt. Mit anderen Worten würden hier Aenderungen im Stoffwechsel der betreffenden Zellen vorliegen, die infolge von Nahrungsmangel oder Nahrungszufuhr die Reizbarkeit der Zellen bestimmen.

Diese Möglichkeit gewinnt hier ein bestimmteres Gepräge und wird durch den Umstand besonders nahegelegt, daß es hier wohl die

chemischen Stoffe der Nahrung sind, die beim Stoffwechsel der Nervenzellen eine wichtige Rolle spielen. Die Verdauungsprodukte könnten, wenn sie sich im Organismus anhäufen und ein Teil derselben dem Zellkörper der Nervenzellen einverleibt ist, eine Hemmung der in Frage stehenden Reaktionen herbeiführen. Ihr Fehlen im Zellleib dagegen würde die gleichen Reaktionen in hohem Maße fördern.

Es würde sich hier also nicht um durch Nervenbahnen vermittelte reflektorische, sondern um automatische Hemmungs- oder Bahnungsvorgänge handeln.

Auf Grund obiger Anschauungen ließe sich auch eine Erklärungshypothese für die spezifische Wirksamkeit der Nahrungsreize aufstellen. Befinden sich nämlich die im Wasser löslichen chemischen Nahrungsstoffe (Aminosäuren?) nur außerhalb der Zellkörper und nicht innerhalb, so erfolgen die Reaktionen sehr leicht. Umgekehrt würden sie keine Erregung bedingen, wenn sie sich auch reichlich innerhalb der Nervenzellen vorfinden.

Aehnliche Bahnungen und Hemmungen auf Grund von Stoffwechseländerungen werden wir noch beim Atemzentrum wiederfinden.

Aus alledem ergibt sich also, daß schwerwiegende Gründe für die Annahme ins Feld geführt werden können, daß bei den Polypen und Actinien ein wahres Nervensystem vorhanden und tätig ist.

Nach H. JORDAN (16) würden die Actinien jedoch bezüglich der Eigenschaften ihres Nervensystems eine eigentümliche Stellung gegenüber den übrigen höher organisierten Wirbellosen und Wirbeltieren einnehmen. „In der Actinie haben wir (schreibt er) . . .: Ein neuromuskuläres System unterster Ordnung, ohne Hinzutat eines regulatorischen Zentrums.“

Die Beobachtungen, aus denen er diesen Schluß ableitet, beziehen sich auf Ergebnisse von Versuchen, die er an durchschnittenen Actinienhälften anstellte, von denen den einen außerdem die Mundscheibe entfernt wurde. Er beobachtete dann das Verhalten beider Hälften gegen verschieden hohe Belastungen (Tonus) sowie gegen elektrische Reize und Temperaturwirkungen (Reizbarkeit).

a) Er fand bei niederer Belastung, daß niemals der „zentrenlose“ Teil einen höheren Tonus aufweist, als der normale, und daß das Zentrum nicht (wie eine etwaige Analogie mit dem Schneckenpedale und dem Cionenganglion erwarten ließe) in einer ersten Phase die Dehnung begünstigt. Bei starker Belastung zeigt dagegen nach einiger Zeit die anfänglich gleichartige Reaktion beider Muskelpartien eine mehr und mehr zunehmende Verschiedenheit in der Art, daß der mundlose Teil sich schneller dehnt. Somit steht fest, daß unter den angegebenen Bedingungen die Mundscheibe einen Einfluß zwar nicht auf den normalen Tonus, hingegen auf die tonische Anpassungsreaktion an ein „hohes“ Gewicht ausübt.

b) Das Nervensystem der Mundscheibe beeinflußt Reizschwelle und Kontraktilität der Muskulatur in keiner Weise. Auch gegen Temperaturwirkungen verhalten sich normaler und mundscheibenloser Muskel durchaus gleich.

Nachdem er durch Erörterungen, deren Berücksichtigung hier zu weit führen würde, ausgeschlossen hat, daß die einzige, oben erwähnte Verschiedenheit beim Verhalten beider Hälften gegen Hochbelastung kein Recht gibt, die Mundscheibe von anderen Teilen des neuromusku-

lären Systems zu unterscheiden, zieht er den Schluß, daß das Mundscheibensystem keine Funktion der außerhalb der Mundscheibe liegenden neuromuskulären Elemente reguliert.

Auf die Anschauungen Jordans (16) über die von ihm als „reflexarm" bezeichneten Tiere, zu denen außer den Actinien noch andere Wirbellosen (*Ciona intestinalis* und Oktopoden) gehören würden, werden wir bei Besprechung der letzteren Tiere noch näher eingehen. Ehe wir aber diesen Abschnitt verlassen, glauben wir darauf hinweisen zu müssen, daß die obigen Schlußfolgerungen Jordans lediglich aus Ergebnissen künstlicher Reizversuche abgeleitet werden, die wohl nicht immer und ohne weiteres imstande sind, uns über die wirklichen zweckmäßigen Leistungen des Nervensystems zu belehren. Es könnte vielleicht doch der Fall sein, daß bei Anwendung wirklich adäquater Reize zur Auslösung bestimmter Reflexe (z. B. bei den oben erwähnten Freßreaktionen) ein regulatorischer Einfluß der in der Mundscheibe liegenden Nervenelemente auf andere Teile des Körpers nachweisbar wäre.

Hat man das Vorhandensein und die Funktion eines Nervensystems bei den Polypen und Actinien angenommen, so bleibt u. a. noch die Erörterung der Frage nach den Beziehungen desselben zu den peripheren Erfolgsorganen übrig. Die Beziehungen zu den Muskelelementen bieten zwar keine besonderen Schwierigkeiten, wenn man sie vom vergleichenden Standpunkt aus betrachtet, da solche bei allen übrigen Tieren bekannt sind. Ein besonderes Problem bietet bei diesen Tieren noch die Frage nach den Beziehungen des Nervensystems zur Cnidenentladung. Deshalb wollen wir darauf noch kurz eingehen.

Voranzuschicken ist, daß es noch nicht entschieden ist, wie überhaupt die Entladung der Nesselkapseln mechanisch zu erklären ist. In einem anderen Abschnitt dieses Handbuches wird jedoch der Mechanismus der Cnidenentladung erörtert (vgl. Bd. II, 2, p. 8).

Ueber die weitere Frage, ob die Nesselentladung als ein rein peripherer Vorgang oder aber als ein wahrer Reflexvorgang, der also beim normalen Tiere nur durch Vermittlung des Nervensystems erfolgt, aufzufassen ist, liegen jedoch ebenfalls keine entscheidenden Versuchsergebnisse vor. Auch hier sind wir auf indirekte Beweisführung angewiesen.

Daß die Cnidenentladung durch direkt auf die Nesselzelle (Cnidocil) applizierte (chemische) Reize bewirkt werden kann, ergibt sich klar aus den Versuchen an isolierten Cnidenzellen. Dies beweist jedoch nicht, daß auch unter normalen Bedingungen ihres Zusammenhanges mit den übrigen Zellelementen und darunter natürlich auch mit Nervenelementen die Entladung ebenso, d. h. unbeeinflußt vom Nervensystem, erfolgt. Die Vermutung liegt vielmehr sehr nahe, daß hier dieselben Erscheinungen obwalten, wie an den Muskeln, die, obwohl direkt erregbar, unter normalen Zuständen jedoch nur indirekt, d. h. durch Vermittlung des Nervensystems in Tätigkeit geraten.

Für diese Annahme spricht u. a. deutlich die oben erwähnte Beobachtung, daß auch die Cnidenentladungen, ebenso wie die eigentümlichen Freßreflexe, nicht auf alle Reize hin erfolgen, sondern ganz besonders, wenn eben die übrigen Nahrungsreaktionen vor sich gehen. Sie wäre somit ein ergänzendes, ja sogar das erste Glied dieser komplizierten geordneten Vorgänge, die durch das Nervensystem vermittelt werden.

Zweiter Abschnitt. Medusen und Ctenophoren.

A. Medusen.

Morphologisches.

1. Nervensystem.

Unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete verdanken wir hauptsächlich den ausführlichen Untersuchungen von O. und R. HERTWIG (14), deren Ergebnisse die späteren Forscher nur bestätigt haben. Um ein Gesamtbild der diesbezüglichen Verhältnisse zu geben, wollen wir die von den Gebrüdern HERTWIG gewonnenen Resultate kurz zusammenfassen.

Der Bau des Nervensystems ist wesentlich verschieden bei den Craspedoten und den Acraspeden.

Das Nervensystem der Craspedoten besteht stets aus einem zentralen und einem peripheren Abschnitt[1]); ersterer hat sich am Rand der Schwimmglocke lokalisiert und bildet hier den Nervenring, der durch den Ursprung des Velums in zwei Portionen, den oberen und den unteren Nervenring, geschieden wird. Der obere Nervenring liegt im Ektoderm. Der Hauptmasse nach wird er von Fibrillen gebildet, die sich durch ihre ganz außerordentliche Feinheit auszeichnen; zwischen den Fibrillen finden sich verhältnismäßig spärlich eingestreute Ganglienzellen mit meist zwei, selten zahlreicheren Ausläufern, die den Fibrillen an Feinheit nicht nachstehen, im Verlauf sich denselben beimengen und dann nicht weiter verfolgt werden können.

Unterhalb des oberen liegt der untere Nervenring, eingeschaltet zwischen die Muskulatur des Velums und die Subumbrella, inmitten eines breiten Saumes, in welchem Muskelfasern vollkommen fehlen. Hier bildet er eine dünne, aber breite Schicht, die ebenfalls dem Ektoderm angehört und daher von der Gallerte und dem Ringkanal durch eine derbe Stützlamelle getrennt wird. Er besteht aus denselben Elementen wie der obere Nervenring, aus Nervenfasern und Ganglienzellen; beiderlei Bestandteile besitzen aber eine wesentlich verschiedene Beschaffenheit. Im unteren Nervenring finden sich nämlich zahlreiche Nervenfasern von ganz bedeutender Dicke. Ein zweites Merkmal ist durch den überraschenden Reichtum von Ganglienzellen gegeben. Deshalb zeigt ohne Zweifel der untere Nervenring einen höheren Grad der Ausbildung als der obere.

Von derselben einfachen Beschaffenheit, wie der oben besprochene Nervenring, ist auch das periphere Nervensystem der Craspedoten; gleichfalls im Ektoderm zwischen dem Epithel und der Basalmembran gelegen, läßt es keine gesonderten Nervenstämme erkennen, sondern tritt uns als ein Plexus von Nervenfasern und Ganglienzellen entgegen. Ein solcher konnte bei allen Medusen in der Subumbrella und bei einigen außerdem noch in den Tentakeln nachgewiesen werden. In beiden Fällen schiebt er sich zwischen die Muskelfibrillenlage und die Epithelzellenschicht ein und ist am besten an der Subumbrella zu studieren, wo er von schönen, gleichmäßig verteilten multipolaren Ganglienzellen gebildet wird. Während ein Teil der Fibrillen des Nervenplexus die Verbindung zwischen den Ganglienzellen, ein anderer Teil die Verbindung mit dem Nervenring herstellt, hängen weitere Fibrillen wahrscheinlich mit den Epithelzellen ihres Verbreitungsbezirks zusammen.

Bei der zweiten Grundform des Nervensystems, welche den Acraspeden eigentümlich ist, wird der zentrale Teil von einer Anzahl getrennter Ab-

1) Diese Bezeichnungen sind jedoch nicht so zu verstehen, wie bei den übrigen Tierformen, bei denen das periphere Nervensystem meist nur aus Nervenfasern besteht und keine Ganglienzellen aufweist (vgl. unten).

schnitte gebildet, die untereinander durch keine Kommissuren zusammenhängen. Die einzelnen Nervenzentren sind wie der Nervenring der Craspedoten am Schirmrand entwickelt und nehmen hier die Basis der Sinneskörper ein, die in den Einkerbungen des Schirmrandes liegen und meist zu 8, seltener zu 12 oder gar zu 16 vorkommen.

Daß übrigens zwischen den erwähnten zentralen und peripheren Abschnitten des Nervensystems bei diesen Tieren kein wesentlicher Unterschied besteht, etwa wie bei den anderen Tierformen, geht aus den Angaben der Gebrüder HERTWIG klar hervor. „Zwar haben wir (schreiben sie) an demselben (‚d. h. dem Nervensystem der Medusen') ebenfalls einen zentralen und einen peripheren Abschnitt nachgewiesen, allein beide gehen unmittelbar ineinander über, so daß man nirgends angeben kann, wo der eine aufhört und der andere beginnt."

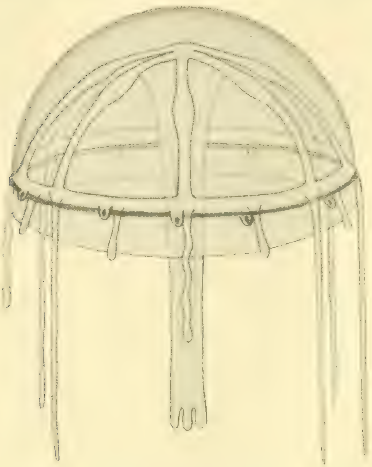


Fig. 3. Schematische Abbildung einer Meduse (Craspedoten). Der Nervenring mit den Randkörpern ist dunkel gezeichnet (BETHE).

Die folgende Vermutung über die funktionelle Bedeutung der zwei Nervenringe der Craspedoten verdient vielleicht noch von den Ausführungen R. und O. HERTWIGS hier erwähnt zu werden. Nach ihnen „macht die verschiedene histologische Beschaffenheit des oberen und unteren Nervenringes der Craspedoten es wahrscheinlich, daß beide Abschnitte sich auch funktionell unterscheiden. Der obere Nervenring ist vorwiegend sensibler, der untere vorwiegend motorischer Natur. Von dem ersteren werden hauptsächlich die Sinnesorgane versorgt, der letztere dagegen gibt die Nerven für die muskulösen Teile ab. Diese Differenzierung

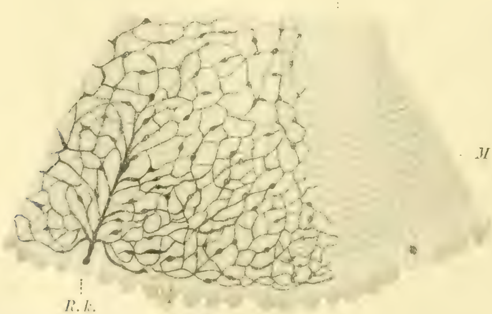


Fig. 4. Etwas schematisiertes Flächenbild von einem Teil der Subumbrella von *Rhizostoma*. *R.k.* Randkörper, *M* Muskelfeld, *M.f.* muskelfreie Felder. Schwarz und im Verhältnis viel zu groß und nicht genügend dicht ist das Nervennetz auf der linken Seite eingezeichnet (BETHE).

steht damit in Zusammenhang, daß die Bewegungsorgane bei den Medusen auf der unteren Seite der Schirmglocke liegen, die Sinnesorgane dagegen sich auf der oberen Fläche, die ja allseitiger mit der Umgebung in Berührung ist, lokalisiert haben. Keinenfalls jedoch ist diese Differenzierung eine durchgreifende."

Nach Romanes (29) schließlich ist das Nervensystem der Craspedoten höher organisiert als das der Acraspeden. Denn er konnte, während er bei letzteren kein Zeichen für ein Zusammentreten mehrerer Nervenfasern zur Bildung bestimmter Bündel oder Stämme fand (indem sich der Plexus auf der ganzen Oberfläche der neuromuskulären, die Glocke bekleidenden Schicht gleichmäßig verteilt), bei den ersteren diesen Fortschritt in der Organisation sehr deutlich feststellen.

2. Endorgane.

1) Erfolgsorgane. Sie werden wie bei den übrigen Cölenteraten hauptsächlich von Muskelzellen, Drüsenzellen und Cnidozellen dargestellt.

2) Sinnesorgane. Im Gegensatz zu der vorangehenden Gruppe der Cölenteraten finden sich in den sog. Randkörpern schon spezifisch differenzierte Sinnesorgane, die vielleicht zur Aufnahme von Lichtreizen oder als Statocysten zur Aufnahme von Schwerkraftreizen, behufs Regulierung der eigenen Stellungen und Bewegungen (s. u.) dienen. Für die erste Annahme würde schon der Umstand sprechen, daß bei manchen Medusen diese Organe Pigmentflecke aufweisen. Zugunsten der letzteren Annahme spricht der Umstand, daß andere Medusen hier Kalkablagerungen besitzen, welche stark an die Statolithen der verschiedenen Tierformen erinnern.

Außerdem wurden von den Gebrüdern Hertwig noch Sinneszellen beschrieben, die sie als Tastorgane deuteten, die mit langen steifen, über die Oberfläche hervorragenden Borsten versehen sind und in verschiedenen Hautgegenden zahlreicher vorkommen. Auf die Erörterung der von den Gebrüdern Hertwig beschriebenen Tast-, Seh- und Gehörorgane soll hier nicht eingegangen werden, weil dies aus dem Rahmen dieses Abschnittes herausfiele und weil sie bisher wenigstens in den physiologischen Untersuchungen auch nicht berücksichtigt wurden.

a) Spontan auftretende Tätigkeitserscheinungen.

In schroffem Gegensatz zu den vorangehenden Cölenteraten, deren gewöhnliche Bewegungslosigkeit recht gut im Einklang mit ihrer Lebensweise steht, zeichnen sich die Medusen durch ihre rastlosen rhythmischen Bewegungen aus, durch welche ihr nektonisches Umherwandern im Wasser bewirkt wird.

Ueber die Eigenschaften und die Bedingungen dieser spontanen Bewegungen, wie überhaupt über die Funktion des Nervensystems der Medusen liegen zwei größere ältere Abhandlungen vor: die eine von Romanes (29) und die zweite von Eimer (8), die ziemlich gleichzeitig und unabhängig voneinander ihre Untersuchungen ausführten und beide im wesentlichen zu übereinstimmenden Ergebnissen gelangten.

Eimer stellte seine Versuche hauptsächlich an Acraspeden (*Aurelia aurita*) an, während sich Romanes mit den Craspedoten (*Sarsia tubulosa, Tiaropsis indicans*) besonders beschäftigte, ohne jedoch die Acraspeden (*Aurelia aurita, Cyanaea capillata*) außer Acht zu lassen. Er untersuchte ferner auch eine Süßwassermeduse: *Limnocodium sorbii.*

In neuerer Zeit wurden dann zahlreiche Untersuchungen über diesen Gegenstand ausgeführt.

Wie erwähnt, zeigen alle Medusen fortwährend rhythmische Kontraktionen, die wegen ihrer Regelmäßigkeit an die Herzpulsationen

erinnern. Diese Zusammenziehungen werden von der kreisförmigen Muskelschicht ausgeführt, die in den Wänden der Schwimmglocke liegt. Dadurch werden die Wände nach innen gezogen, das Wasser aus dem Innern der Glocke zum Teil ausgetrieben und das Gesamttier infolge des Rückstoßes nach der entgegengesetzten Richtung bewegt. Daraus ergibt sich, daß, wenn die Längsachse (d. h. die Achse, welche nach der Richtung des Magenstiels verläuft) des Körpers senkrecht steht, diese Kontraktionen nur Aufwärtsbewegungen des Gesamttieres zur Folge haben können. Da aber der Körper spezifisch schwerer ist, als das Wasser, so wird das Tier während der auf die Zusammenziehung folgenden Erschlaffung abwärts gezogen. Es bestehen also zwei entgegengesetzte Kräfte, und es leuchtet ein, daß das Tier in einem gegebenen Falle mehr oder weniger schnell seinen Aufenthaltsort nach aufwärts verlassen kann, je nachdem die Kraft (oder Geschwindigkeit) der Kontraktionsphasen und die Zahl derselben geändert werden.

Das Tier vermag sich aber auch seitwärts zu bewegen. Hierzu ist offenbar die Fähigkeit notwendig, die verschiedenen Sektoren seiner Glocke mit verschiedener Kraft zu kontrahieren.

Abgesehen von den erwähnten Aenderungen in den einzelnen rhythmischen Kontraktionen ist noch der Umstand zu erwähnen, daß die Zahl der Bewegungen von Tier zu Tier variiert, indem sie im großen und ganzen in umgekehrtem Verhältnis zur Tiergröße steht. Außerdem ist der Rhythmus kein streng gleichmäßiger, denn es treten zeitweise längere Pausen auf, so daß die Zuckungen zu Gruppen angeordnet erscheinen. Man kann ferner auch Beschleunigung oder Verlangsamung des Rhythmus ohne äußere Gründe beobachten.

Das wesentliche, von Romanes und Eimer übereinstimmend und dann von allen Nachfolgern wieder bestätigte Versuchsergebnis bezüglich der Hauptbedingung, an die die besprochenen spontanen Bewegungen eng gebunden sind, besteht in dem Nachweis, daß diese völlig (bei Craspedoten) oder fast völlig (bei Acraspeden) verschwinden, wenn alle Randkörper abgetragen werden.

Die vier Grundversuche Eimers waren die folgenden:

1) Er beobachtete zunächst, daß sich ein Randstückchen einer *Aurelia aurita*, welches er im Zusammenhang mit einem Randkörper ausgeschnitten hatte, auf das lebhafteste rhythmisch kontrahierte, ähnlich dem herausgelösten Herzen eines Frosches.

2) „Durch allmähliches Verkleinern dieses Stückchens und schließlich durch Herausschneiden des Randkörpers selbst ließ sich feststellen, daß die rhythmischen Kontraktionen ausgingen von der Gegend des Ansatzes des letzteren an den Schirmrand, genauer: von einer nur wenige Millimeter breiten Gewebszone, welche in ihrer Längenausdehnung die Umgrenzung des halbkreisförmigen, je ein Randkörperchen bergenden Ausschnittes bildet. Denn alle diejenigen Abschnitte des Stückchens, welche nicht mit jener Gewebszone in Zusammenhang waren, erschienen regungslos; ebenso alle anderen aus gleichviel welchem Teile des Medusenkörpers ausgeschnittenen Stücke, die dieses Zusammenhanges entbehrten.“ Er belegte diese acht am Schirmrand vorhandenen Bezirke mit dem Namen der kontraktilen Zonen, einem Namen der jedoch nicht beibehalten werden kann, weil die Kontraktilität eine Eigenschaft aller mit Muskelelementen begabten Gegenden der Meduse darstellt.

3) „Schnitt ich (schreibt EIMER ferner) einer Meduse alle acht kontraktilen Zonen aus, so vermochte sich dieselbe unmittelbar nach der Operation gar nicht mehr zu kontrahieren, war unbeweglich, wie tot.“ Die Lähmung ist jedoch bei den Acraspeden keine dauernde; denn später treten wieder spontane Kontraktionen auf, wie EIMER und ROMANES fanden.

4) „Wurden einer *Aurelia* alle kontraktilen Zonen mit Ausnahme einer einzigen ausgeschnitten, so kontrahierte sich das Tier wie vorher.“

Der Schluß, den EIMER daraus zog, war: „Die rhythmischen Kontraktionen der toponeuren Medusen [1]) werden angeregt von den kontraktilen Zonen.“

Die rhythmischen spontanen Bewegungen selbst wurden von ihm hauptsächlich als „Atembewegungen“ gedeutet. „Die unwillkürlichen Kontraktionen (schreibt er) sind reine Ernährungsbewegungen, d. h. sie dienen in erster Linie der Atmung, führen aber auch mit dem Wasser Nahrungsmittel in den Magen ein.“

Das Tier vermag jedoch nach EIMER diese Bewegungen „willkürlich“ zu ändern, worauf er die Möglichkeit der Ortsänderung zurückführt.

„Die Fähigkeit der Meduse, willkürlich die Zeitfolge der Zusammenziehung der acht Antimere des Körpers zu bestimmen, und nicht minder das Vermögen, ein Antimer oder eine beliebige Anzahl solcher stärker zu kontrahieren als die übrigen, bedingt die Möglichkeit mannigfachsten Wechsels in der Richtung der Ortsbewegungen — vermittelt das Steuern des Tieres.“

Mit dem Heranziehen der hypothetischen Eigenschaft, der Willkür, verzichtet EIMER jedoch darauf, eine tiefere experimentelle Analyse der Erscheinungen zu versuchen.

Seine weiteren Versuche bestanden hauptsächlich in der Beobachtung der Folgen, die nach verschiedenartigen Teilungen der Gesamttiere in der spontanen Tätigkeit auftraten. Er führte z. B. operative Versuche aus, „zum Zweck der Feststellung der Ausgangspunkte der rhythmischen Kontraktionen und damit der Nervenzentren“.

Die sofortige nach Ausschneiden der kontraktilen Zone eines Antimers auftretende Lähmung vergleicht er ohne weiteres mit der Lähmung eines Wirbeltieres, die auf den Einstich in den „Lebensknoten“ folgt. „Schneidet man an einer *Aurelia* einen Randkörper mit der kontraktilen Zone aus — ich will in Zukunft diese Operation, entsprechend dem Verfahren des Einstechens in eine bestimmte Stelle der Medulla oblongata der Wirbeltiere, welches den sofortigen Tod derselben zur Folge hat, als ‚Knicken‘ bezeichnen etc.“

Ferner stellte er Versuche „zum Zwecke der Feststellung der Art der Verbindung der verschiedenen Teile des Körpers der toponeuren Medusen durch Nervenfasern“ an. Auch untersuchte er die Folgen die ein „Zerstören oder Verletzen der Randkörper“ allein bewirkt.

Von seinen übrigen allgemeinen Schlüssen seien noch die folgenden erwähnt:

Zunächst bezüglich der Bedeutung der Randkörper allein. Er nimmt an, „daß den Randkörpern allerdings eine Rolle bei der An-

1) Mit diesem Namen bezeichnete er die Acraspeden wegen der eigentümlichen Verhältnisse im Bau des Nervensystems, während er die Craspedoten mit dem Namen „zykloneure Medusen“ belegte.

regung der rhythmischen Kontraktionstätigkeit zugeschrieben werden möchte, wenngleich eine untergeordnete. In der Tat tritt die Bedeutung, welche ihnen in dieser Beziehung zukommen kann, und ebenso diejenige, welche die Nervenzentren der Umbrella unter normalen Verhältnissen in gleicher Beziehung haben können, ganz unverhältnismäßig in den Hintergrund gegenüber jener der Zentren der kontraktilen Zonen, deren Gebiete als der wesentlichste Teil des Zentralapparates aufgefaßt werden müssen. Allein ein streng lokalisiertes und körperlich umschriebenes Nervensystem kann somit nach den physiologischen Versuchen bei den toponeuren Medusen nicht vorhanden sein ....“

Ueber das periphere Nervensystem: „Es können bei den toponeuren Medusen keine Nervenstränge im Sinne der ‚Nerven‘ der höheren Tiere vorhanden sein, sondern es müssen Nervenfäden das Gallertgewebe nach den verschiedensten Richtungen durchziehen, welche in hohem Grade befähigt sind, für einander zu vikariieren.“

Ueber die übrigen Funktionen der Zentren:

„Die Beherrschung der Kontraktionen des Schirmes und damit die Beherrschung der Ortsveränderung und sämtlicher vegetativer Tätigkeit geht wesentlich von den Nervenzentren des Randes aus. Diese Zentren müssen mit den zunächst gelegenen kontraktilen Elementen in ausgiebigster Verbindung stehen und dieselben unter normalen Verhältnissen vorzüglich zur Kontraktion und damit die Zusammenziehungen des ganzen Schirmes anregen. Wie weit außerdem eine Verbindung der Randzentren mit dem übrigen Teile der Umbrellamuskulatur unter normalen Verhältnissen tätig ist, inwieweit die Fortpflanzung der Kontraktionen von den kontraktilen Zonen aus wesentlich durch die Muskulatur oder durch Nerven geschieht, und welchen Anteil an der Anregung gewöhnlich die übrigen im Schirme zertreuten Nervenzentren an der Kontraktionstätigkeit haben, läßt sich nicht bestimmen — genug, daß die letzteren nach Entfernen der Hauptzentren deutlich wirksam auftreten.

Eine Tatsache von höchster Wichtigkeit für die Bedeutung der Randzentren, bezw. der kontraktilen Zonen, ist die, daß jedes derselben bei den normalen Bewegungen des Tieres die Anregung zur Kontraktion des Schirmes übernehmen, die übrigen zur Tätigkeit veranlassen kann. Da nur durch eine Regelung der Tätigkeit aller Zentren die Ortsveränderung des ganzen Tieres bestimmt, ein vorgesetzter Zweck erreicht werden kann, so scheint es nötig, daß eine gemeinsame Kraft die acht Zentren wiederum zu dirigieren, sie zu koordinieren oder sich gegenseitig zu subordinieren imstande sei, ohne daß bestimmte Anhaltspunkte für die Feststellung des Sitzes einer solchen Kraft zu geben wären, es sei denn, sie resultiere aus der Gesamtheit der zentralen Herde des ganzen Körpers“.

Romanes, welcher, wie erwähnt, seine Versuche vorwiegend an Craspedoten (namentlich an *Sarsia tubulosa*) ausführte, fand ebenfalls, daß die spontanen rhythmischen Bewegungen in engem Zusammenhang mit den Randzentren stehen.

„Abtragung des äußersten Randes eines Nectocalyx [1]) bewirkt

1) Mit diesem Namen bezeichnet er die Glocke der Craspedoten (die er mit dem Namen „naked-eyed“ Medusen belegt), im Gegensatz zu der von ihm Umbrella genannten Glocke der Acraspeden (die er wegen der Beschaffenheit der Randkörper als „covered-eyed“ Medusen bezeichnet).

unmittelbare völlige und dauernde Lähmung des ganzen Organes." Aus diesem Ergebnis schließt er, daß im Rand dieser Medusen „ein streng lokalisiertes System von Zentren der ‚Spontanität' gelegen ist, welchem wenigstens als eine seiner Funktionen die Eigenschaft zukommt, die Erregungen zu erzeugen, von denen die Zusammenziehungen des Nectocalyx unter gewöhnlichen Umständen ausschließlich bewirkt werden." Dies wird durch die weitere Beobachtung bestätigt, daß der abgetrennte bandförmige Rand weiter fortfährt, zu pulsieren.

Derselbe Eingriff, d. h. Abtragung des ganzen Randes der Umbrella, also der Glocke der Acraspeden, hat einen wesentlich ähnlichen Effekt zur Folge, jedoch mit den Unterschieden, daß, obwohl in der Mehrzahl der Fälle unmittelbare Sistierung der spontanen Bewegungen erfolgt, dies nicht immer der Fall ist, und daß in allen Fällen die Lähmung keine dauernde ist. Daraus schloß er, daß im Gegensatz zu den Craspedoten bei den Acraspeden die „locomotor centres" mehr diffus und voneinander getrennt sind.

Um die angenommenen Zentren genauer zu begrenzen, trug er die vier Randkörper von *Sarsia tubulosa* nacheinander einzeln ab und sah, daß die Abtragung von drei Randkörpern keine sichtbare Störung nach sich zog, während die Abtragung des vierten sofortige Bewegungslosigkeit bewirkte.

„Aus zahlreichen Beobachtungen an *Sarsia* schließe ich also (schreibt Romanes), daß bei dieser Species (ebenso wahrscheinlich, auf Grund der Analogie, bei allen übrigen Species der wahren Medusen) die Lokomotionszentren in jedem Teil des äußeren Randes des Nectocalyx gelegen sind, daß jedoch in den Randkörpern der Reichtum an solchen Zentren größer ist als irgendwo anders".

Entsprechende Ergebnisse erzielte er bei seinen Versuchen mit Abtragung der acht Lithocysten bei *Aurelia*. Er lokalisierte infolgedessen die sämtlichen „Lokomotionszentren" in diesen Organen; das zwischenliegende Randgewebe ist bei diesen Medusen gänzlich frei von Lokomotionszentren.

Mithin schließt er, daß, obgleich die Lokomotionszentren einer „covered-eyed" Meduse im allgemeinen mehr verstreut liegen als diejenigen einer „naked-eyed" Meduse, doch, wenn wir den Gesamtorganismus betrachten, die Lokomotionszentren im Rande einer „covered-eyed" Meduse weniger diffus sind, als jene im Rand einer „naked-eyed" Meduse.

Auf die Bewegungsfähigkeit des Manubriums übt dagegen Abtragung des Glockenrandes keinen Einfluß.

In seinen weiteren Untersuchungen beschäftigte sich Romanes mit den Folgen künstlicher Reizungen, die wir weiter unter erwähnen wollen.

Ueber die Merkmale und die maßgebenden Faktoren des spontanen Bewegungsrhythmus [1]) der Medusen hat Romanes noch weitere Versuche mitgeteilt. Er erwähnt und bestätigt zum Teil die obige Angabe Eimers über das Verhältnis zwischen Rhythmusfrequenz und Körpergröße. Dieser Faktor ist jedoch nach Romanes nicht der einzige ausschlaggebende, weil es verschiedene individuelle unerklärte

1) Dieser Rhythmus wird von Romanes als „natural rhythm" bezeichnet, um ihn von dem durch faradische Reizungen (s. u.) herbeigeführten „artificial rhythm" zu unterscheiden.

Abweichungen gibt. Dasselbe gilt auch für die Beziehung zwischen der Dauer der einzelnen Ruhepausen und der Zahl und Kraft der unmittelbar vorangehenden spontanen Pulsationen.

Auch in einer anderen Einzelheit kann Romanes Eimer nicht gänzlich zustimmen. Eimer schrieb, daß, wenn eine *Aurelia* in verschieden kleinere Stücke zerschnitten wird, die Summe der Zahl der von den einzelnen Teilstücken ausgeführten spontanen Bewegungen der Gesamtzahl der vom unverletzten Tier früher ausgeführten spontanen Pulsationen gleichkommt, so daß ein Teilstück um so frequentere Pulsationen zeigt, je größer es ist. Ist z. B. das Teilstück gleich der Hälfte des Gesamttieres, so zeigt es die Hälfte der Zahl der Bewegungen; ist es ein Viertel, so beträgt auch die Zahl seiner Bewegungen ein Viertel der Zahl der früheren Bewegungen usw.

Diese streng mathematische Gesetzmäßigkeit konnte Romanes nicht bestätigen, obwohl auch er sah, daß die kleineren Teilstücken von *Aurelia* im allgemeinen dazu neigen, sich weniger frequent zu kontrahieren, als die umfangreicheren Teilstücke.

Hier besteht also eine Neigung, die gerade derjenigen der normalen Tiere entgegengesetzt ist, deren Rhythmus, wie erwähnt, eine um so größere Frequenz zeigt, je kleiner sie sind.

Zur Erklärung solcher Abweichungen von der von Eimer angenommenen Gesetzmäßigkeit zieht Romanes den Umstand in Betracht, daß unter normalen Zuständen nicht alle „Lithocysten“ die nämliche Auslösungskraft besitzen, daß es unter ihnen vielmehr einige gibt, welche eine vorherrschende Rolle spielen, d. h. von denen aus die Impulse öfters als von den übrigen ausgehen. Wird nun eine derartige „prepotent lithocyste“ mit einem kleineren Gewebsstück herausgeschnitten, so zuckt dies Teilstück häufiger als größere Segmente, die nicht mit einer „prepotent lithocyste“ versehen sind.

Ferner fand er, daß die kleineren Stücke schneller ihre Spontanität durch Absterben verlieren.

Demnach schließt er, daß, „obwohl die Größe des Segments zweifellos einen die relative Zuckungsfrequenz bestimmenden Faktor darstellt, es noch wenigstens zwei andere ebenso wichtige Faktoren gibt, nämlich die relative Kraft der Lithocyste und der Zeitabstand, welcher zwischen der Ausführung der Operation und der Beobachtung des Rhythmus verstreicht“.

Abtragung des Manubriums hat zunächst eine Beschleunigung des Rhythmus zur Folge. Diese Beschleunigung ist jedoch eine vorübergehende Erscheinung, denn später sinkt die Frequenz des Rhythmus allmählich ab bis unter den ursprünglichen Wert. Dieselben Erscheinungen treten auf, wenn man das Manubrium künstlich abtötet (durch Eintauchen in heißes Wasser), ohne dasselbe zu entfernen. Eine immer weitergehende Verlangsamung des Rhythmus findet auch statt, wenn ein zentrales Stück aus der Glocke entfernt wird, (die Glocke wird dabei in einen Ring verwandelt) um so mehr, je dünner der Ring gemacht wird.

Daraus folgert Romanes, daß der normale Rhythmus kein automatischer, sondern ein reflektorischer Vorgang ist. Durch Entfernung peripherer Partien werden Reizquellen vermindert, und infolgedessen wird der Rhythmus verlangsamt. Die Anfangsbeschleunigung wird durch die Erregung der frisch durchschnittenen Nervenbahnen erklärt.

„Trifft (schließt ROMANES) diese Ansicht zu, so entsteht die nächste Frage nach der Natur des Vorganges, welcher in den erregbaren Geweben statthat, und welcher als Reiz auf die ganglionären Gewebe zurückwirkt. Diese Frage kann ich allerdings gar nicht beantworten. Ob der Vorgang ein Oxydationsvorgang ist, ein Vorgang infolge von durch Seewasser herbeigeführten chemischen Aenderungen oder ein Vorgang irgendeiner anderen Art, mögen weitere Untersuchungen zeigen."

Von den übrigen, allgemein wirkenden Faktoren übt die Temperatur eine deutliche Wirkung auf den spontanen Rhythmus aus. Innerhalb bestimmter Grenzen, d. h. bis zu einem Optimum, bewirkt Temperaturerhöhung eine Zunahme der Rhythmusfrequenz. Abnahme entsteht durch weitere Erhöhung sowie durch Erniedrigung der Temperatur.

Unter den Gasen wurde die Wirkung von Sauerstoff, Kohlensäure und Stickoxyd untersucht. Durchleitung von Sauerstoff durch Seewasser, das Sarsien enthält, hat eine erhebliche Beschleunigung ihres Rhythmus zur Folge.

Kohlensäure hat die entgegengesetzte Wirkung wie Sauerstoff. Mangelhafte Durchlüftung, gegen welche die Medusen äußerst empfindlich sind, bewirkt Verlangsamung, Abschwächung und Unregelmäßigkeit bis Stillstand des Rhythmus. Werden diese Tiere dann in normales Wasser gebracht, so erholen sie sich mit einer auffälligen Schnelligkeit (vgl. auch BAGLIONI, 1).

Eine weitere spontane Tätigkeit, außer dem Rhythmus, fand ROMANES direkt vom Rand des Nectocalyx ausgelöst, nämlich die tonische Zusammenziehung des Manubriums von *Sarsia*. Normale kräftige Individuen dieser Art tragen gewöhnlich ihr langes Manubrium tonisch zusammengezogen; nur wenn sie irgendwie geschwächt sind, wird dieser Anhang mehr minder extendiert. Die Erschlaffung kann in verschiedenen Fällen verschieden sein, doch ist sie niemals so beträchtlich, wie wenn man den äußeren Rand des Nectocalyx abträgt. Aus den zwei zur Veranschaulichung dieser Ausfallserscheinungen wiedergegebenen Abbildungen ergibt sich, daß in diesem Falle das Manubrium 5,5 mal an Länge zunahm.

Darin erblickt er einen sicheren Beweis für das Bestehen derselben Beziehung zwischen den Ganglien des Nectocalyx und den Muskelfasern des Manubriums, welche bei anderen Tieren den sog. Muskeltonus herbeiführt.

b) Durch künstliche Reize hervorgerufene Tätigkeitserscheinungen.

1. Schädliche Reizwirkungen.

Mechanische Reize. ROMANES fand, daß die Medusen auch nach Abtragung ihrer „locomotor centres" sehr empfindlich gegen diese Reize sind. Nicht nur durch Kneifen mit einer Pinzette, sondern schon durch das Fallenlassen einzelner Seewassertropfen auf die Körperoberfläche aus einer Höhe von $^1/_8$ Zoll werden sie erregt. Die Reaktionen bestehen immer in einer, mitunter in mehreren aufeinander folgenden Kontraktionen des ganzen Tieres, die den spontanen vollkommen ähnlich sind, „so daß durch mehrmalige Wiederholung des Reizes

der seiner Spontanitätszentren beraubte Nectocalyx dazu veranlaßt werden kann, sich durch eine Reihe von Kontraktionen in seinem Behälter fortzubewegen, eben so wie etwa ein Frosch ohne Hirnhemisphäre dazu gebracht werden kann, auf eine Reihe von Reizen reagierend den Tisch entlang zu springen.“

Auch chemische Reize wirken ebenso. Verdünnter Alkohol oder andere Reizstoffe, auf die bewegungslose Glocke einer *Aurelia* geträufelt, lösen oft eine ganze Reihe von rhythmischen Pulsationen aus, deren Systole und Diastole in gleicher Ordnung stattfinden wie bei den spontanen Zuckungen.

Nagels Untersuchungen (23) bezweckten, an *Carmarina hastata* die chemische Reizbarkeit in den verschiedenen Hautgegenden zu lokalisieren. Sie wurden in Anschluß an die oben erwähnten an Actinien, und an die im folgenden Abschnitt zu erwähnenden an *Beroë* ausgeführten analogen Versuche mit der gleichen Methode und gleichen Reizstoffen angestellt.

Es ergab sich das Folgende:

Auf der ganzen Fläche des Schirmes, einschließlich des Randes, ferner am ganzen Magenstiel samt dessen Mündungsstelle bleiben sämtliche chemischen Reize erfolglos. Es tritt weder lokale noch allgemeine Reaktion ein. Reizbar sind allein die sechs langen hohlen Randfäden, welche beim ruhenden Tiere senkrecht herabhängen. Diese Reaktion besteht in folgendem: Ein Tropfen Chininlösung, lokal appliziert, ruft sofort eine lokale Verdickung hervor. 5—6 Sekunden später tritt eine allgemeine Reaktion des Tieres ein, und zwar erstens plötzliches und gleichzeitiges Aufschnellen aller sechs Fäden, welche dabei korkzieherähnliche Form annehmen, und zweitens energisches Spiel des Schirmes.

Der Schluß, welchen Nagel aus diesen Versuchsergebnissen zog, daß nämlich nur die Tentakel chemisch reizbar seien, war jedoch nicht einwandfrei. Höchstens konnte er nur für die von ihm angewendeten indifferenten oder schädlichen Reizstoffe gelten. Tatsächlich erhielt später Yerkes (41), wie wir noch sehen werden, an *Gonionema Murbachi* ganz andere Ergebnisse, besonders wenn er sich spezifisch wirkender chemischer Reizstoffe (Nahrungsstoffe) bediente.

In seiner zweiten Untersuchungsreihe (24) fand Nagel bei Anwendung lokalisierter (mittels Glasstäbchen) und allgemein wirkender (durch Erschütterung) mechanischer Reize ebenfalls an *Carmarina hastata* eine reichere Fülle verschiedener Reaktionen, die wir im folgenden zusammenfassen wollen.

Lokalisierte Reize. Die Aboralseite des Schirmes entbehrt jeglicher Sensibilität für chemische, schwache und starke mechanische und elektrische Reize. Ebenso unempfindlich für chemische und Berührungsreize zeigt sich das Velum. Die übrigen Teile sind dagegen empfindlich für mechanische Reize. Die Fäden, mechanisch lokal gereizt, zeigen dieselben Reaktionen wie nach chemischer Reizung, d. h. zuerst lokale Verdickung, zweitens Aufschnellen mehrerer (aller) Fäden und drittens Schwimmbewegungen des ganzen Schirmes. Einfache leichte Berührung eines Fadens hat jedoch nie Bewegungen zur Folge. Dagegen klebt der Faden gewöhnlich an dem berührenden Glasfaden an, vermöge seiner mikroskopischen Haftorgane (Nesselkapseln), welche offenbar schon infolge des leichten mechanischen

Reizes der Berührung sich entladen. Dies ist also die allererste Art der Reaktion, welche wahrscheinlich auch bei chemischer Reizung nicht fehlt. Lokale Kontraktion entsteht beim Streichen, wodurch aber der sich anheftende Faden gezerrt und das ganze Tier erschüttert wird. Infolgedessen treten heftige Bewegungen desselben ein (vgl. unten). „Jedenfalls (schließt NAGEL) sind die Randfäden der *Carmarina* mehr für chemischen als für mechanischen Reiz empfänglich, der Hauptsitz des mechanischen Reizes ist, wie wir unten sehen werden, ein anderer."

Ein Uebergreifen der Erregung von den Tentakeln auf den Magenstiel, wie ROMANES an *Sarsia* beobachtete, wurde hier nicht gefunden.

Am empfindlichsten für lokalisierte mechanische Reize fand NAGEL die ganze Subumbrella samt dem Magenstiel. Da hierdurch jedoch eine Reaktion entsteht, die als adäquate Reizantwort zu deuten ist, werden wir sie in Anschluß an ähnliche, von Anderen beschriebene Reizbeantwortungen im folgenden Abschnitt erwähnen.

Allgemein wirkende Reize. „Anstoßen an das Tier an dessen Behälter oder sonstige plötzliche Bewegung des Wassers löst gewöhnlich starke Reaktion aus, bestehend in Aufschnellen aller Randfäden und energischen länger dauernden Schwimmbewegungen." Obwohl die Randfäden am frühesten reagieren, bezweifelt NAGEL doch, daß sie die Aufnahmeorgane des Erschütterungsreizes seien, weil sie sich immer, auch bei den spontanen Schwimmbewegungen, gleichfalls zuerst kontrahieren. „Ihre Verkürzung und Kontraktion scheint der stete Ausdruck der Erregung des Tieres oder speziell der Tätigkeit seines Ringnervensystems zu sein." Der wirkliche Wahrnehmungsort einer Erschütterung wäre nach NAGEL vielleicht in die „Randbläschen" zu versetzen, in deren Bau er die Struktur der Statocysten erkennen will.

R. M. YERKES (41) gebührt das Verdienst, an einer amerikanischen Hydromeduse (Craspedote) *Gonionema Murbachii* mannigfaltige und spezifische Reizbeantwortungen beobachtet zu haben, die zum Teil nur durch adäquate Reizungen auslösbar sind und mit denjenigen von *Hydra* und Actinien übereinstimmen. Die letzteren sollen im folgenden Abschnitt Erwähnung finden. Hier seien nur die hierher gehörenden Ergebnisse berücksichtigt.

YERKES faßt seine Gesamtbefunde in folgender Weise zusammen:

1) „*Gonionema* besitzt einen feinen chemischen Sinn.

2) Alle Teile des Körpers, außer der Exumbrella und dem Velum, sind sowohl für chemische wie für mechanische Reize empfindlich.

3) Die Tentakel sind die für chemische, mechanische und photische Reize am meisten empfindlichen Körperteile.

4) *Gonionema* zeigt zwei wichtige Reaktionen auf chemische Stoffe: a) die Freßreaktion auf alle Nahrungsstoffe und b) die Lokomotionsreaktion auf schädliche Stoffe.

5) Die Art der Reaktion, die das Tier oder ein Teil desselben zeigt, hängt von der Reizqualität ab.

6) Die Reizstärke bestimmt die Raschheit, die Dauer und den Umfang der Reaktion.

7) Wirken chemische, mechanische oder Lichtreize auf symmetrisch liegende Körperteile in ungleichem Maße ein, so üben sie einen richtenden Einfluß auf die Bewegungen des Tieres aus."

Die nach Einwirkung mechanischer und chemischer schädlicher Reize beobachteten Bewegungsreaktionen (Schwimmbewegungen) werden folgendermaßen eingeteilt:

1) Allgemeine Reaktionen (Lokomotionsreaktionen), welche durch die Reizung des Organismus als Ganzen ausgelöst werden.

2) Spezielle Reaktionen, welche infolge von Reizung gewisser Teile des Körper auftreten: Bewegungen der Tentakel, des Manubriums und der Glocke.

Bezüglich der Wirkung verschiedener chemischer Reize fand YERKES, daß sie je nach der Reaktionsweise, die sie auslösen, in indifferente, die Freßreaktion und die Lokomotionsreaktion auslösende eingeteilt werden können. Der Lokomotionsreaktion kann Kontraktion der Tentakel oder Bewegungen des Manubriums vorhergehen; auf jeden starken Reiz erfolgt jedoch eine rasche kräftige Zusammenziehung der Glocke, welche eine Schwimmbewegung des Tieres bewirkt. Schwächere Reize lösen oft nur Tentakelbewegungen aus, auf die Zusammenziehungen der Glocke folgen können oder nicht.

Bei Einwirkung schädlicher lokaler chemischer Reize schwimmt das Tier gewöhnlich von der Reizgegend weg.

YERKES untersuchte auch die Wirkung von Säure- und Alkalilösungen verschiedener Konzentrationen, sowie auch die Reizschwelle der verschiedenen Körperregionen. In letzter Hinsicht ordnet er die verschiedenen Gegenden, von den unempfindlichen zu den empfindlichsten aufsteigend, in folgender Weise: 1) Exumbrella und 2) Velum (unempfindlich), sodann 3) Subumbrella, 4) Rand, 5) Manubrium, 6) Lippen, 7) Tentakel, und 8) (am empfindlichsten) Tentakelenden.

Auch für mechanische lokalisierte Reize fand er im wesentlichen dieselbe Anordnung, nur mit der Ausnahme, daß hier an 4. Stelle das Manubrium und an 5. der Glockenrand auftritt.

Zu den Untersuchungen über allgemein wirkende chemische Reize gehören schließlich die neueren Beobachtungen TERRYS (33) am randlosen Schirm von *Gonionema*. Er fand, daß verschiedene Oxydationsvorgänge, die durch Zusatz von Wasserstoffsuperoxyd (zum Seewasser) oder von einfachem Sauerstoff zu der vorher alkalisch gemachten Lösung erzeugt werden, wieder rhythmische Zuckungen auslösen.

Auch erwärmtes Wasser wirkt nach ROMANES als Reiz auf die bewegungslose Glocke.

Elektrische Reize. Alle erregbaren Gegenden der Medusen sind nach ROMANES gegen elektrische Reizungen durch konstante ebenso wie durch Induktionsströme sehr empfindlich. Am empfindlichsten sind jedoch die Gegenden, welche den Hauptnerven entsprechen, also der Rand der Glocke und die Radialröhren. Die äußere Oberfläche (Exumbrella) der Glocke und der Gallerte sind dagegen unempfindlich. Auch die Gesetze des Elektrotonus sollen hier gelten.

Besondere Erwähnung verdienen die Folgen faradischer Reizung. Durch Faradisieren kann man nämlich auch hier eine Art Tetanus herbeiführen, wenn man genügend starke Reize anwendet. „Der durch faradische Reizung erzeugte Tetanus (schreibt ROMANES) tritt zwar nicht als einzige dauernde Kontraktion auf, sondern er besteht in einer Anzahl rasch aufeinander folgender Kontraktionen, ähnlich wie sich das Herz unter gleichen Bedingungen verhält. Dies gilt wenigstens für *Sarsia*. Bei *Aurelia* erzeugt mittelstarke Faradisierung

einen mehr minder gut ausgesprochenen Tetanus. Freilich wird auch hier die Kontinuität des Tetanus oft durch zeitweise und partielle Erschlaffungen unterbrochen. Solche Unterbrechungen finden häufiger statt, wenn es sich um schwache Ströme handelt." Man kann mit anderen Worten unter Anwendung geeigneter Stromstärke durch faradische Reize einen Rhythmus herbeiführen, dessen Eigenschaften ROMANES in einem besonderen Kapitel seines Buches bespricht. Später werden wir auch darauf zurückkommen.

Durch Anwendung einzelner Induktionsschläge suchte ROMANES die Latenzzeit zu ermitteln und fand, daß sie eine zunehmende Verkürzung aufweist, wenn auf den ersten rasch ein zweiter, ein dritter usw. Reiz folgt. Zugleich bemerkt man, daß in demselben Sinn die Kontraktionsstärke zunimmt, so daß bei den Medusen die Folge einer Reihe in kürzeren Intervallen aufeinander folgender Reize sowohl eine Zunahme der Tätigkeit des Gewebes wie einen Zustand größerer Empfänglichkeit herbeiführt. Ferner konnte er feststellen, daß diese Summationserscheinungen, welche in den unter der Bezeichnung „Treppe" bei anderen erregbaren Organen der Wirbeltiere (Muskel, Herz, Zentralnervensystem) bekannten Erscheinungen ihr Analogon finden, lediglich vom Erregungsvorgang und nicht etwa vom Kontraktionsvorgang selbst abhängen. Er sah nämlich, daß auch an sich unwirksame (d. h. nicht von Kontraktion gefolgte) schwache Reizungen sich summieren können.

„Es kann somit nicht bezweifelt werden (schließt ROMANES), daß uns von den reizbaren Geweben der Pflanze, durch jene der Medusen und des Frosches bis auf unsere kompliziertesten psychologischen Vorgänge, in diesem neuerdings entdeckten Prinzip der Reizsummation eine sehr bemerkenswerte Uebereinstimmung entgegentritt".

Temperaturerhöhung verkürzt die Latenzzeit und die Zuckungsdauer.

Wie oben erwähnt, antwortet eine durch Abtragung aller Lithocysten bewegungslos gemachte Umbrella von *Aurelia aurita* auf schwache faradische Reize nicht mit tetanischen, sondern mit rhythmischen Kontraktionen, die den spontanen ähnlich sind. Diese Erscheinung bezeichnete ROMANES als „artifical rhythm" und unterzog sie einer eingehenden Untersuchung. Die Frequenz dieses Rhythmus ändert sich von Tier zu Tier, die Grenzen dieser Aenderungen entsprechen jedoch denen des natürlichen, d. h. spontanen Rhythmus. Auch seine Regelmäßigkeit ist nicht immer deutlich, sie kann jedoch durch Regelung der Reizstärke und Aufsuchen des geeigneten Reizortes zu einer leidlichen gemacht werden.

Gleichgültig ist die Menge des Gewebes.

Verstärkung des Reizes bewirkt eine Beschleunigung des Rhythmus bis zu dem Punkt, wo der Rhythmus sich durch Summation der aufeinander folgenden Zuckungen in Tetanus umwandelt.

Zur Deutung der Erscheinung des künstlichen Rhythmus zog ROMANES folgendes in Betracht.

Zunächst schloß er die Möglichkeit aus, daß es sich um äußere Bedingungen, d. h. um etwaige Schwankungen der Reizstärke handle. Es blieben also die inneren Bedingungen zu eruieren. Seine Betrachtungen in dieser Hinsicht decken sich vollständig mit denjenigen, die ältere und neuere Forscher zur Erklärung des sogenannten Refraktärstadiums rhythmisch tätiger Gebilde (z. B. des Herzens)

herangezogen haben. „Jedesmal wenn sich das Gewebe kontrahiert, muß es als Folge davon in einen gewissen Grad von Erschöpfung geraten, und infolgedessen etwas weniger empfindlich für die Reizung werden, als es vorher war. Nach einer Zeit wird indessen die Erschöpfung verschwinden, und darauf wird der ursprüngliche Grad der Reizbarkeit zurückkehren.

Da nun die Stärke der faradischen Reizung, die allein imstande ist, rhythmische Reaktionen hervorzurufen, in bezug auf die Reizbarkeit des frischen Gewebes entweder minimal oder nur wenig überminimal ist, so wird diese Reizstärke offenbar etwas unterminimal, wenn die Reizbarkeit des Gewebes durch vorübergehende Erschöpfung geringer wird. Das Gewebe empfindet infolgedessen die Gegenwart des Reizes nicht mehr und hört auf zu reagieren. Sobald aber die Erschöpfung vollständig vorüber ist, wird das Gewebe die Gegenwart des Reizes wieder empfinden und darauf wieder antworten.“

Zur experimentellen Prüfung der Richtigkeit dieser Hypothese stellte Romanes folgenden Versuch an:

Nach Feststellung der durch eine schwache faradische Reizung von bekannter Stärke hervorgerufenen Rhythmusfrequenz ersetzte er den faradischen Strom durch einzelne Induktionsschläge ohne Aenderung der Stromstärke und des Reizortes. Er fand, daß die größte Reizfrequenz, bei der jeder Schlag mit einer Kontraktion beantwortet wurde, genau der Zahl der Kontraktionen entsprach, die das Gewebe vorher während der gleichen Zeit infolge der faradischen Reizung ausgeführt hatte.

Im Anschluß daran wirft Romanes die Frage auf, ob nicht beim normalen Rhythmus etwa die Ganglienwirkung eine konstante und der Rhythmus bloß eine Folge der erwähnten Schwankungen in der Erregbarkeit des kontraktilen Gewebes ist. Er neigt zu dieser Annahme, indem nach ihm nicht die Nervenelemente es sind, welche rhythmisch tätig sind (wie die „current theory of rhythm“ behauptet), sondern der Rhythmus eine Eigenschaft der peripheren, d. h. ganglienfreien (oder nervenlosen) Gewebe wäre.

Mit Unrecht bezeichnet er jedoch die Medusen ohne Lithocysten oder die daran anschließenden Gewebsteile als völlig ganglienfrei. Weiter unten werden wir noch darauf zurückkommen.

Experimentell fand Romanes ferner, daß nicht nur faradische Reize, sondern auch andersartige konstante Reize (galvanischer Strom während seines Durchganges, chemische Reize, wie verdünnter Alkohol, s. o.) imstande sind, rhythmische Zuckungen hervorzurufen. Der so ausgelöste Rhythmus hält jedoch gewöhnlich (wenigstens bei einigen Medusen) nicht so lange an, wie der durch faradische Reizung herbeigeführte. Der durch Glyzerinwirkung (s. u.) ausgelöste Rhythmus ist z. B. von sehr kurzer Dauer, bald tritt Tetanus ein.

So viel über seine Versuche an einer Acraspede: *Aurelia aurita.*

Die an *Sarsia* angestellten Versuche fielen etwas anders aus. An dem durch Abtragung der Randkörper bewegungslos gemachten Nectocalyx ist es schwer durch mechanische Reize einen Rhythmus auszulösen. Dagegen gelingt es leicht, am Manubrium, das nach Beseitigung der Randkörper nie spontane Bewegungen ausführt, eine Art langsamen Rhythmus, d. h. wiederholte, durch langsame Erschlaffungen

getrennte, Zusammenziehungen durch einzelne mechanische Reize (Kneifen mit der Pinzette) auszulösen.

Schwach angesäuertes Wasser hat am bewegungslosen Nectocalyx eigentümliche rhythmische Zuckungen zur Folge, die manchmal im Gegensatz zu den Acraspeden auch eine Stunde anhalten. Dasselbe bewirken auch andere chemische Reizstoffe. Glyzerin, im Verhältnis von 5 Proz. dem Wasser zugesetzt, wirkt z. B. sehr schön und sicher. Der so ausgelöste Rhythmus ist jedoch nicht dauernd und unveränderlich. Auf die rhythmischen Zuckungen folgt nach längerer Einwirkung des Reizes auch hier Tetanus und dauernde Systole. Diese Zustände lassen sich jedoch rückgängig machen, wenn der Reizstoff nachträglich entfernt wird. Während der anfänglichen Latenzwirkung, d. h. ehe die rhythmischen Zuckungen zum Vorschein kommen, zeigt sich die Reizbarkeit erhöht.

Sowohl bei Einwirkung des Säurereizes wie bei der des Glyzerinreizes beginnt der Rhythmus erst dann, wenn die äußere Epithelfläche schon in einem erheblichen Grad opaleszent geworden ist.

Wird eine normale *Sarsia* in solche Lösungen eingetaucht, so büßt sie zunächst nach wenigen Sekunden die „Spontanität", d. h. die spontanen rhythmischen Bewegungen ein. Erst später tritt dann der „künstliche" Rhythmus auf. Infolgedessen tritt die gleiche Erscheinung des künstlichen Rhythmus auf, gleichgültig ob das untersuchte Individuum unverletzt oder durch Abtragung seines Randes gelähmt ist. Hervorzuheben ist jedoch der wichtige Umstand, daß im ersten Stadium trotz des Verlustes der „Spontanität" die Reflextätigkeit noch vorhanden ist; „denn auf Kneifen eines Tentakels der unbeweglichen Glocke, ehe der künstliche Rhythmus beginnt, antwortet die Glocke mit einer einzelnen normalen Reaktion".

Dies spricht im Gegensatz zu der Ansicht Romanes' dafür, daß dabei nicht die Ganglienzellen, sondern die mit dem äußeren Wasser in direkter Berührung stehenden Randkörper (Sinnesorgane) durch die chemischen Stoffe gelähmt werden und dadurch der Verlust der „spontanen" Bewegungen herbeigeführt wird.

Wird nur ein Teil des entsprechend durchschnittenen Nectocalyx der Glyzerinwirkung ausgesetzt, so treten die Zuckungen in allen Teilen auf. Sie verschwinden in den nicht der Reizwirkung ausgesetzten Partien, wenn der direkt gereizte Teil von ihnen abgetrennt wird.

Dauernde Wärmereizung hat keinen Rhythmus zur Folge. Die Temperatur wirkt übrigens auf den künstlichen, durch eine der erwähnten Reizungen hervorgerufenen Rhythmus ebenso wie auf den spontanen (s. o.)

Romanes untersuchte auch die Wirkung von O_2 und CO_2 auf den künstlichen Rhythmus, ohne jedoch zu abschließenden Ergebnissen zu gelangen.

Hervorzuheben ist noch die Erscheinung, daß nicht jede Hautgegend der Meduse dieselbe Reizbarkeit besitzt. In dieser Hinsicht seien folgende Beobachtungen Romanes' an *Sarsia* erwähnt:

Reizt man die Glocke, so antwortet auch das Manubrium mit einer Kontraktion und umgekehrt. Die Antwort des Manubriums wird durch Abtragung der Randkörper nicht aufgehoben. Dagegen ist dies der Fall für die Antwort der Glocke nach Reizung des Manubriums. Anscheinend würde es sich also um einen von dem Rand-

körpern vermittelten Reflexvorgang handeln. Die Verbindung besteht eigentlich nicht „zwischen den Randganglien und jedem Teil des Manubriums, sondern bloß zwischen den Randganglien und dem Orte der Glocke, von dem das Manubrium getragen wird, indem es nur der auf den genannten Ort durch die Zusammenziehung des Manubriums ausgeübte Zug ist, welcher als Reiz auf die Randganglien einwirkt".

Auch bei Reizung der vier Tentakel von *Sarsia* können verschiedenartige Reaktionen auftreten. Besonders der Umstand ist hier hervorzuheben, daß Tentakelreizung sehr leicht Kontraktion des Manubriums zur Folge hat. „Wenn einer der vier Tentakel sehr schwach gereizt wird, kontrahiert er sich allein. Ist die Reizung etwas stärker, so kontrahieren sich alle vier Tentakel sowie das Manubrium. Wird einer der vier Tentakel noch stärker gereizt, so antwortet die Glocke mittels einer oder mehrerer Lokomotionszusammenziehungen. Das Manubrium ist schließlich viel empfindlicher für einen auf einen Tentakel oder auf die Randkörper, als für einen auf irgendeinen anderen Teil des Nectocalyx applizierten Reiz."

Daraus schließt Romanes, „daß nervöse Verbindungen die Tentakel untereinander sowie mit dem Manubrium vereinigen, oder, vielleicht noch genauer ausgedrückt, daß jeder Randkörper als ein Koordinationszentrum wirkt durch Nerven, die von ihm nach vier Richtungen, nämlich nach dem betreffenden Tentakel, nach dem beiderseitigen Rand und nach dem Manubrium verlaufen".

Wir wollen jedoch die Frage nach der Koordination und den Eigenschaften des Nervensystems der Medusen in einem anderen Abschnitt besprechen.

Eine eigentümliche Reaktion auf künstliche an bestimmten Körpergegenden angebrachte Reize bietet nach Romanes eine andere Craspedote: *Staurophora laciniata.* Auf Reizung ihres Randes (einschließlich der Tentakel) und ihrer vier Radialröhren (einschließlich des Manubriums) antwortet diese Meduse mit einer krampfartigen Bewegung ihrer ganzen Muskelschicht, „die eine weit stärkere Annäherung der Wände der Glocke bewirkt, als dies während einer gewöhnlichen Schwimmbewegung der Fall ist".

Wird der ganze Rand ringsum abgeschnitten und in einen Streifen umgewandelt, mit Ausnahme eines Endes, welches in normaler Verbindung mit der Glocke belassen wird, so bewirkt die Reizung irgendeines Punktes des Randes ebenfalls den erwähnten Krampf der Glocke, „sobald die Reizwelle Zeit gehabt hat, die letztere zu erreichen".

Von den mit künstlichen schädlichen Reizen ausgeführten Versuchen seien schließlich noch diejenigen erwähnt, welche O. Maas (20) neuerdings an *Limnocodium Sowerbyii* mit verschiedenartigen mechanischen, chemischen und elektrischen Reizen angestellt hat, ohne jedoch wesentlich neue Erscheinungen zutage zu fördern.

2. Nützliche Reizwirkungen.

Mechanische Reize. Gehören die von Romanes an Medusen untersuchten Reaktionen hauptsächlich dem vorangehenden Abschnitte zu, so ist es doch auch sein Verdienst, auf eine eigentümliche Reaktion an einer Craspedote hingewiesen zu haben, welche in das Gebiet der zu einem biologisch wichtigen Zweck deutlich koordinierten Re-

aktionen fällt. Die beobachtete Erscheinung wurde an einer Art *Tiaropsis* gefunden, die er gerade deswegen als *T. indicans* bezeichnete.

Wird ein Punkt des Glockenrandes irgendwie vorübergehend gereizt, so reagiert das Tier zunächst mit einer raschen Zusammenziehung seines langen Manubriums, die etwa 1—2 Sekunden dauert. Alsbald aber wird das Manubrium wieder gestreckt und zugleich der gereizte Teil der Glocke, soweit wie möglich, nach innen gebeugt. Das Manubrium biegt sich seinerseits ihm entgegen, so daß schließlich sein Ende genau mit der gereizten Stelle des Randes in Berührung kommt. Die nebenstehende Fig. 5 veranschaulicht den letzten Augenblick des Reflexes. Mit anderen Worten, das Manubrium vermag die Reizstelle genau zu lokalisieren. Der Zweck dieser Bewegung wird von ROMANES darin gesucht, daß dadurch der schädigende Fremd-

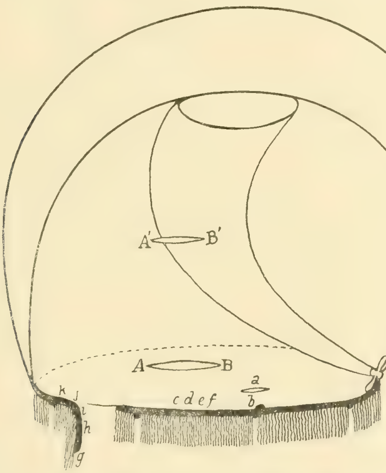


Fig. 5. Reflex von *Tiaropsis indicans* (ROMANES). Erklärung im Text.

körper durch die Cnidozellen, mit denen das Manubriumende reichlich versehen ist, verletzt bezw. entfernt wird. Es würde also ein zweckmäßiger Verteidigungsreflex vorliegen. Es könnte sich aber ebensogut um einen Nahrungsreflex handeln, wenn nämlich der reizende Fremdkörper von einem lebenden Tierchen dargestellt wird (vgl. unten).

Die Bedingungen für das Zustandekommen dieser Reaktionen sind etwa folgende:

Jeder Teil des Manubriums ist selbständig mit der Fähigkeit begabt, den Ort eines an ihm selbst oder an der Glocke angebrachten Reizes zu lokalisieren.

Um die Verbindungsbahnen zwischen Glockenrand und Manubrium festzustellen, die die Reaktion vermitteln, schnitt ROMANES einen Teil des Nectocalyx durch (Schnitt *a* der Abb.) und sah, daß dann das

Manubrium nicht mehr imstande war, den Sitz eines unter *a* angebrachten Reizes zu lokalisieren. Daraus zog er den Schluß, „daß die nervösen Verbindungen zwischen dem Nectocalyx und dem Manubrium, welche die lokalisierende Tätigkeit des letzteren ermöglichen, Verbindungen sind, deren Funktionen weitgehend differenziert sind und deren Verteilung eine radiale ist".

Dies beweist, daß ein Teil des Glockengewebes die Funktion eines afferenten Nerven ausübt.

Durch den erwähnten Schnitt ist jedoch die Erregungsleitung nicht völlig aufgehoben; denn jedesmal, wenn irgendein Teil des Gewebes unterhalb des Schnittes *a* gereizt wird, beugt sich das Manubrium von dem einen zu dem anderen Teil der Glocke, indem es sein Ende bald an diese, bald an jene Stelle anlegt, als ob es den lästigen Fremdkörper vergebens suchte. In dieser Hinsicht konnte Romanes feststellen, daß es eine Abstufung gibt von der gänzlichen Unfähigkeit bis zum vollkommenen Lokalisationsvermögen, je nach der Länge des Schnittes und der Lage des Reizortes. Wird z. B. der Schnitt *AB* der Figur ausgeführt, und der Reiz an *c* angebracht, so bewegt sich das Manubrium nach den verschiedensten Punkten der Glocke, „ohne daß es im geringsten fähig wäre, den Reiz zu lokalisieren. Wird aber der Reiz bei *d* angebracht, dann wird das Manubrium wahrscheinlich so weit imstande sein, den Sitz des Reizes zu lokalisieren, als es beim Herumtasten seine Bewegungen vielleicht auf das Viertel der Glocke beschränkt, in dem der Reiz appliziert wurde."

Aus allem dem ergibt sich also (schließt Romanes), daß die Verbindungen, welche die genaue lokalisierende Funktion des Manubriums ermöglichen, zum größten Teil, jedoch nicht ganz ausschließlich radiär sind.

An *Carmarina* fand Nagel (23) eine mit der an *Tiaropsis* beobachteten im wesentlichen übereinstimmende Reizbeantwortung durch einen lokalen mechanischen Reiz auslösbar.

„Merkwürdig (schreibt er) ist bei *Carmarina* die hochgradige Empfindlichkeit gegen mechanischen Reiz in einer Region der Haut, welche gegen chemischen Reiz absolut unempfindlich ist. Es ist das die ganze Subumbrella samt dem Magenstiel. Die Haut der ganzen Unterseite des Schirmes, welche in den Magenstiel direkt übergeht, ist eine empfindliche Aufnahmestelle schon für ganz schwache mechanische Reize (Berührung), was sich in einer charakteristischen Reaktion äußert.

Berührt man nämlich mit einem entsprechend gebogenen Glasfaden (mit Knöpfchen) eine beliebige Stelle der Subumbrella, so tritt, nach einer Latenzzeit von 1—3 Sek., eine kräftige Bewegung des Magenstieles nach der Seite hin ein, wo die Berührung stattfand."

Deutlichere Reaktion bekommt man, wenn die Berührung etwa 1 Sek. dauert.

„Läßt man den berührenden Glasfaden am Magenstiel angelegt, so krümmt sich dieser um den Faden herum und umschlingt ihn völlig. . . . Zuweilen geschieht es, daß derselbe bei lebhaften Bewegungen des Tieres mit einem oder mehreren der Randfäden in Berürung kommt und dann auch diese umschlingt. Rasch aber, wahrscheinlich durch die Nesselorgane gereizt, läßt er sie wieder los, während er andere Gegenstände länger umschlungen zu halten pflegt. Der ganze Vorgang macht den Eindruck, als ob hier ein reflexartig

und automatisch funktionierender Mechanismus vorhanden wäre, der dazu dient, alles zu ergreifen und festzuhalten, was den langen Magenstiel berührt." Die biologische Bedeutung dieser Reizbeantwortung wäre nach NAGEL die, äußere Gegenstände mit dem Greiforgan zu erfassen. Zur Reaktion sind die „Ringnerven" nicht notwendig, denn „auch ein an seiner Basis abgeschnittener Magenstiel umschlingt noch ganz in derselben Weise jeden ihn berührenden Gegenstand". Bezüglich der Bedingungen des Zustandekommens der ersteren Reizbeantwortung (nach lokaler Reizung der Subumbrella) fand NAGEL folgendes. Im Gegensatz zur *Tiaropsis* wird hier die Reaktion nach Anlegung eines 8—10 mm langen konzentrischen Einschnittes zwischen dem Rand und dem Magenstiel nicht aufgehoben. Dies geschieht erst, wenn der Einschnitt 20 mm lang ist. Daraus zieht NAGEL den Schluß, „daß die Erregungsleitung nicht rein radiär verläuft, und daß die Reaktion sicher nicht auf mechanischer Reizung im Verlaufe von Nerven, die Ringnerv und Magenstiel direkt verbinden, beruht. . . . Da nicht nur geradlinige direkte Leitung, sondern auch eine seitliche Ausbreitung der Erregung erfolgt, muß ein subkutaner Nervenplexus das anatomische Substrat der beschriebenen Reizvorgänge sein." Als periphere Aufnahmeorgane würden nach ihm wirkliche epitheliale Sinneszellen funktionieren, und nicht etwa direkt vom Reiz getroffene Nervenfasern. „Dabei (fügt er hinzu) bleibt freilich die . . . von mir wieder bestätigte Tatsache, daß chemische Reize in dieser Gegend so gänzlich versagen, höchst auffallend" [1]).

Die Unterschiede, welche die beschriebene Reizbeantwortung bei *Carmarina* gegenüber jener bei *Tiaropsis* zeigt, wären nach NAGEL: Unbeweglichkeit des Schirmrandes, Ausschlag des Stieles ohne Anlegung desselben an die Berührungsstelle und ferner der oben erwähnte Umstand, daß ein 1 cm langer Einschnitt die Leitung vom Rande zum Magenstiel nicht unterbricht. „*Carmarina* besitzt einen geringeren Grad von Lokalisationsfähigkeit für Reize an der Subumbrella, aber dieselbe wird erst durch einen breiten Einschnitt vernichtet. Damit ist dann auch schon überhaupt die Fähigkeit erloschen, eine Erregung zum Magenstiel gelangen zu lassen. Es fehlen also hier offenbar die bei *Tiaropsis* vorhandenen rein radialen Faserzüge."

Eigentümliche schwache wiederholte mechanische lokalisierte Reize eines sich bewegenden Objektes („motile touch" von YERKES) spielen auch eine nicht unwesentliche Rolle, besonders wenn das Tier im Hungerzustande sich befindet, bei den folgenden Nahrungsaufnahmereaktionen, die jedoch vor allem durch die spezifische chemische Reizwirkung ausgelöst werden.

Chemische Reize. Wie schon erwähnt, hat YERKES (41) die typischen Reaktionen der Hydromeduse *Gonionema* sorgfältig beschrieben, die durch die spezifischen chemischen Nahrungsstoffe ausgelöst werden. Hierzu bediente er sich des Fischfleisches.

„Ein Stückchen frischen Fisches, auf die Tentakel gebracht, löst eine Reaktion aus, die gewöhnlich fünf deutlich ausgesprochene Phasen zeigt: 1) Die Tentakel, die mit dem Fleisch in Berührung

---

1) Es leuchtet ein, daß schon an dieser Beobachtung NAGELs Theorie der „Wechselsinnesorgane" scheitert. Diese läßt auch den Grundfehler deutlich erkennen, der seiner Methodik anhaftet, bloß aus den Wirkungen „inadäquater Reize" gefolgert zu haben. Hier, wo wirklich adäquate Reize zur Anwendung kommen, werden eben spezifische Reaktionen ausgelöst.

kamen, ziehen sich zusammen, indem sie sich dabei derart herumdrehen und vereinigen, daß das Futter von ihnen gehalten und weiterbefördert wird. 2) Die Gruppe der sich kontrahierenden Tentakel biegt sich einwärts gegen den Mund zu. 3) Derjenige Randteil der Glocke, der die sich kontrahierenden Tentakel trägt, kontrahiert sich so, daß die Tentakel näher zum Manubrium gebracht werden. 4) Das Manubrium biegt sich nach der Seite zu, an der das Futter gereicht wurde, bis schließlich die Lippen das Futter berühren, und 5) das auf den Lippen haftende Fleisch wird vom Manubrium langsam umgeben.

Wird das Fleischstückchen, anstatt in unmittelbaren Kontakt, in die Nähe des Tieres gebracht, dann tritt zunächst keine Reaktion auf. Allein nach wenigen Sekunden beginnen die dem Fleisch am nächsten liegenden Tentakel sich umherzubewegen, und wenn nicht etwa dadurch das Erreichen des Futters gelingt, so folgt bald eine allgemeine Kontraktion oder eine Reihe von Kontraktionen der Glocke, welche das Tier entweder nach der Reizquelle hin oder von ihr fort bewegen". Diese lokomotorischen Bewegungen betrachtet Yerkes nicht etwa als „nahrungsuchende Bewegungen", sondern als einfache lokomotorische Reizbeantwortungen, die sich in nichts von denen unterscheiden, welche (vgl. oben p. 66) durch inadäquate Reize ausgelöst werden. In dem hier betrachteten Falle sind sie jedoch nicht ohne Bedeutung, denn „durch den chemischen Reiz des Fleisches wird die Meduse zur Schwimmtätigkeit veranlaßt und kommt bei diesen Schwimmbewegungen gewöhnlich früher oder später in Berührung mit dem Futter. Diese Reaktionen auf fernstehendes Futter, welche offenbar nicht als ‚Nahrungssuche' im psychologischen Sinne gedeutet werden können, stellen einen guten Beweis für die Existenz eines Geschmackssinnes dar". (Mit dieser Deutung schließt sich also Yerkes an Nagels Ausführungen über den Geschmack dieser Tiere an.)

Die von diesen spezifisch-chemischen Reizen ausgelösten lokomotorischen Bewegungen scheinen sich immerhin in einem wesentlichen Punkt von denen zu unterscheiden, welche von schädlichen chemischen Reizen hervorgerufen werden. Während nämlich das Tier von der Quelle der letzteren wegschwimmt (vgl. oben p. 66), findet für das Futter das Umgekehrte statt. Daraus schließt Yerkes, daß die chemischen Reize die Richtung der Bewegungen von *Gonionema* deutlich zu bestimmen imstande sind. Demnach ist der chemische Sinn wahrscheinlich von Bedeutung für die Erlangung des vom Tier entfernt liegenden Futters.

So viel über die „feeding reaction" als einen einheitlichen Reaktionenkomplex. Yerkes analysierte aber auch die verschiedenen integrierenden Bestandteile desselben. Zunächst betrachtet er das Zustandekommen der eigentümlichen Spiralkrümmung („twisting") der Tentakel. Diese korkzieherähnliche Bewegung tritt auf als Antwort auf die meisten Futterarten, insbesondere auf Gallerte und Fleisch. Sie dient offenbar zum Halten des Futters, während es nach den Lippen befördert wird. Daß diese Spiralkrümmung eine recht differenzierte Reaktion ist, wird dadurch nachgewiesen, daß sie bloß als Antwort auf Futter oder auf „bewegte Berührung" auftritt. Auf alle übrigen Arten chemischer, mechanischer, photischer, elektrischer Reize wird gewöhnlich mit einer geraden Zuckung reagiert.

Die erwähnte Spiralkrümmung der Tentakel wird nicht bloß von den spezifisch-chemischen Reizen, sondern auch von schwachen eigentümlichen Berührungsreizen ausgelöst, die Yerkes mit dem Namen „motile touch“ (bewegte Berührung) belegt. Werden die Tentakel eines etwas hungrigen Tieres durch rasches Streifen mit einem Glasstab gereizt, dann krümmen sie sich plötzlich umeinander, ebenso wie wenn Gallerte oder Fleisch verwendet wird. Die Krümmung wird gewöhnlich von den obigen Phasen 2 und 3 der Freßreaktion gefolgt. Die biologische Bedeutung dieser Reaktion wird darin gesucht, daß die Meduse, die normalerweise wahrscheinlich kleine lebende Tierchen frißt, bei Berührung ihrer Tentakel durch deren Bewegungen spezifisch gereizt wird. Im Einklang mit dieser Deutung fand Yerkes, daß die Latenzzeit dieser Reaktion verhältnismäßig sehr kurz ist (d. h. 0,30—0,35 Sek. gegen 0,40—0,50). Der Reiz der bewegten Berührung (so schließt er) löst die Nahrungsreaktion aus, indem er die erste Phase derselben hervorruft; wenn aber darauf der Geschmackreiz nicht hinzukommt, wird die Nahrungsreaktion nicht weitergeführt.

Ein anderer Bestandteil des „Nahrungsreflexes“ wird von den eigentümlichen Bewegungen des Manubriums gebildet.

Bei der typischen Nahrungsreaktion biegt sich das Manubrium nach dem Futter zu. Wird während dieser Bewegung das Futterstück auf die Gegenseite der Glocke übertragen, dann biegt sich das Manubrium innerhalb weniger Sekunden nach der entgegengesetzten Richtung, d. h. wiederum nach dem Futter hin. Die motorischen Reaktionen dieses Organs werden daher in entscheidender Weise durch die Reizquelle bestimmt und gerichtet. Stärkere Reizung irgendwelchen Teiles der Glocke bewirkt in der Regel, daß das Manubrium sich nach der Gegend der Störung richtet. Diese Reaktion kann wahrscheinlich durch ihre Bedeutung als ein Teil der Nahrungsaufnahmereaktion erklärt werden. Somit bestätigt Yerkes bis zu einem gewissen Grade die Deutung, die Romanes der ähnlichen Reaktion von *Tiaropsis* gab.

Lichtreize. Die von Romanes an Craspedoten wie an Acraspeden (namentlich *Sarsia*) festgestellten Reaktionen auf Lichtreize verdienen in diesem Abschnitt besonders erwähnt zu werden, weil sie aus vielfachen Gründen als wichtige adäquate Beantwortungserscheinungen aufzufassen sind.

Zunächst sah er, daß normal kräftige Sarsien ausnahmslos und deutlich mit einer oder mehreren Pulsationen sofort darauf antworten, wenn man vorübergehend ein Bündel Lichtstrahlen auf sie einwirken läßt. Von den Acraspeden fand Romanes nur noch *Tiaropsis polydiademata* für Licht empfindlich, die jedoch darauf etwas anders als *Sarsia tubulosa* reagiert. Erstens tritt hier die Reaktion erst nach etwa einer Sekunde ein, und dann ist die Reaktion selbst eine Art tonischen Krampfes, indem der ganze Nectocalyx dabei zusammengezogen wird.

An *Sarsia* analysierte er nun die Bedingungen, welche diese Lichtwirkungen bestimmen. Er konnte feststellen, daß dabei die Lichtintensität als solche reizt, denn er sah, daß plötzlicher Uebergang vom Licht zum Dunkel nicht als Reiz wirkt. Ja, er fand sogar, daß das Dunkel die spontanen Bewegungen hemmt, „denn wird das Sonnenlicht während einer Reihe Schwimmbewegungen plötzlich abgeblendet,

so kommt es oft vor, daß unmittelbar danach Ruhe eintritt". Dementsprechend sah er, daß im allgemeinen die dem Licht ausgesetzten Sarsien spontan lebhafter tätig sind, als die im Dunkel befindlichen. Bei den ersteren ist die Dauer der Pausen verhältnismäßig kürzer als bei den letzteren.

Ferner fand er, daß das Licht eine richtende Wirkung auf die Lokomotion der Medusen ausübt. Hierzu setzte er einige hundert Sarsien zusammen in ein großes Gefäß, das er in einem Dunkelzimmer aufstellte. Mit einer Blendlaterne warf er ein Lichtbündel in das Wasser, in dem die Sarsien schwammen. Die Wirkung war auffällig deutlich. „Von allen Gegenden des Gefäßes drängten sie in den Weg des Lichtes und sammelten sich am zahlreichsten an der Seite des Gefäßes, welche dem Licht am nächsten war. Ja, sie bildeten unmittelbar an der Glaswand eine beinahe feste Masse, welche dem Licht überall folgte, wohin es gebracht wurde. Die diese Masse zusammensetzenden einzelnen Individuen stießen gegen die dem Licht zugekehrte Glaswand mit einer Kraft und Bestimmtheit, ähnlich wie sich die Nachtfalter unter gleichen Bedingungen verhalten. Es kann also nicht bezweifelt werden, daß *Sarsia* einen Lichtsinn besitzt."

Weder die ultraroten noch die ultravioletten Strahlen des Spektrums fand Romanes wirksam.

Wurden die Randkörper abgetragen, so hörte jede Reaktion auf Lichtreize auf. Wurde dagegen auch nur ein Randkörper in situ belassen, oder ließ man das Licht auf den herausgeschnittenen Rand einwirken, so traten die erwähnten Reaktionen auf. Daraus zog Romanes den weiteren Schluß, „daß die Randkörper Organe eines speziellen Sinnes darstellen, welche daran angepaßt sind, auf Lichtreize zu reagieren; oder, einfacher gesagt, daß ihnen die Funktion des Sehens obliegt".

Bezüglich dieser Schlußfolgerung ist jedoch folgendes hervorzuheben. Erstens stimmt diese Deutung der Randkörper als Sinnesorgane kaum mit der sonst von Romanes fast durchwegs vertretenen Ansicht überein, daß die fraglichen Gebilde als nervöse Zentren, und zwar als Lokomotorzentren (vgl. oben p. 61), aufzufassen sind. Zweitens muß man die Funktion eines Gesichtssinnes hier wohl als sehr beschränkt ansehen. Es würde sich wohl mehr um den von Nagel als photoskioptischen bezeichneten Sinn, als um einen wahren, Sehbilder vermittelnden Gesichtssinn handeln.

In seiner dritten Mitteilung (42) unterzog Yerkes die Wirkung der Lichtreize auf *Gonionema* einer sorgfältigen und eingehenden Untersuchung. Da von diesen Versuchsergebnissen in dem Abschnitt der Sinnesorgane dieses Buches die Rede sein soll, seien hier nur diejenigen Befunde erwähnt, die zu unserem Thema in direkter Beziehung stehen.

„In ihrer natürlichen Umgebung (so faßt Yerkes seine Befunde zusammen) schwimmt *Gonionema* weg, wenn das Licht stärker ist als das gewöhnliche Tageslicht. Wird sie irgendwie gestört, so verläßt sie die Algen, an denen sie anhaftete, und schwimmt nach der Wasseroberfläche zu. Hat sie dann die Oberfläche erreicht, so kehrt sie sofort um, wenn der Gipfel ihrer Glocke aus dem Wasser herausragt, stellt ihre Zuckungen ein und sinkt passiv mit völlig expandierter Glocke und Tentakeln herab. Obwohl die Meduse bei ihren aufwärts gerichteten Bewegungen nach der Lichtquelle zu schwimmt, wird die

Richtung der Bewegungen doch nicht durch das Licht bestimmt. Die Umkehrreaktion, die Hemmung und die Erschlaffung, welche das Tier zeigt, nachdem es die Oberfläche erreicht hat, werden zwar nicht gänzlich durch das Licht bestimmt, sind aber, wenigstens in der Natur, immer von einer Zunahme der Beleuchtungsstärke begleitet.

Unter experimentellen Bedingungen bewegt sich *Gonionema* auf die Lichtquelle zu, ist also positiv phototaktisch. Sie kommt in den dunkelsten Teilen des Behälters zur Ruhe, ist also bei gewöhnlicher Lichtintensität negativ phototaktisch.

Direktes Sonnenlicht reizt die Tiere stark. Werden sie diesem zuerst ausgesetzt, so schwimmen sie aufwärts nach dem Lichte hin, aber nach einer gewissen Zeit der Lichtwirkung, deren Dauer von der Lichtstärke und der Größe, Pigmentierung und sexuellen Bedingungen der einzelnen Tiere abhängt, schwimmen sie abwärts nach den dunkleren Gegenden des Behälters.

Werden sie dem Sonnenlicht in einem Gefäß ausgesetzt, dessen einer Teil verdunkelt ist, dann sammeln sie sich bald in dem verdunkelten Teil an, in dem immer mindestens 80 Proz. derselben gefunden wurden.

Das Licht, ebenso wie andere Reizmittel, bestimmt die Richtung der Bewegungen von *Gonionema* durch die ungleiche Zusammenziehung der verschiedenen Glockenabschnitte, welche entweder auf lokalisierter oder ungleicher Reizung beruht. Der am stärksten vom Reiz affizierte Glockenteil reagiert mit einer kräftigeren Kontraktion als der Glockenrest, wodurch das Tier von dem Reizort wegzuschwimmen sucht. Durch auf einige Abschnitte der Glocke beschränkte elektrische Reizung kann man sich von dieser Erscheinung überzeugen.

Zunahme der Lichtstärke ruft in der Regel motorische Reaktionen seitens ruhender Individuen hervor, dagegen Hemmung bei sich bewegenden. Abnahme der Lichtstärke erzeugt gewöhnlich Hemmung bei sich bewegenden Tieren, wirkt jedoch selten als erregender Reiz bei ruhenden Tieren.

Starkes Licht schädigt *Gonionema*; eine Einwirkung von wenigen Stunden ist in der Regel tödlich.

Auf die Zunahme der Lichtstärke, welche durch Aufdecken des Behälters herbeigeführt wird, reagiert *Gonionema* stets mit einer lokomotorischen Reaktion der Glocke. Die Latenzzeit dieser Reaktion auf Tageslicht schwankt zwischen 5 und 10 Sek. Erhöhung der Temperatur verkürzt diese Latenzzeit.“

Durch Abtragung der Randkörper und anderweitige Versuchsergebnisse konnte Yerkes feststellen, daß eben diese Organe es sind, welche die Lichtreaktionen vermitteln. Daraus schließt auch er, daß die Randkörper als Sinnesorgane für Lichtreize zu betrachten sind.

c) Die Erregungsleitung.

Wir wollen zunächst die Frage nach der Erregungsleitung innerhalb des kontraktilen Gewebes betrachten. Zur Entscheidung der Frage, ob diese Eigenschaft den Muskelelementen oder dem Nervenplexus zuzuschreiben ist, führte Romanes eine Reihe Versuche aus, auf Grund deren er zu dem Schlusse gelangt, daß die Erregungsleitung durch den Nervenplexus und nicht durch die Muskelsubstanz erfolgt.

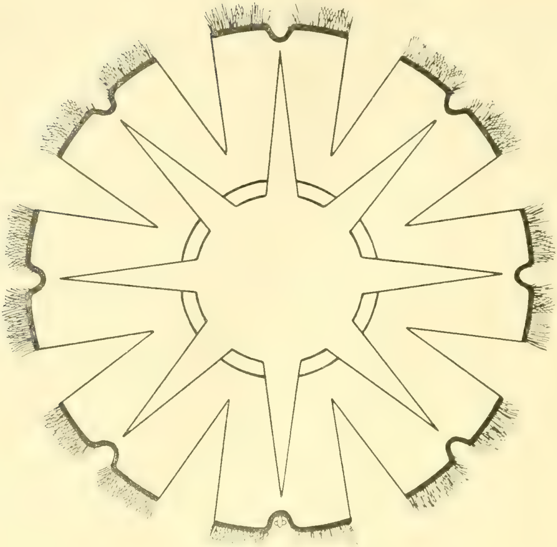


Fig. 6. Durchschneidungsversuch an *Aurelia* (Romanes). Erklärung im Text.

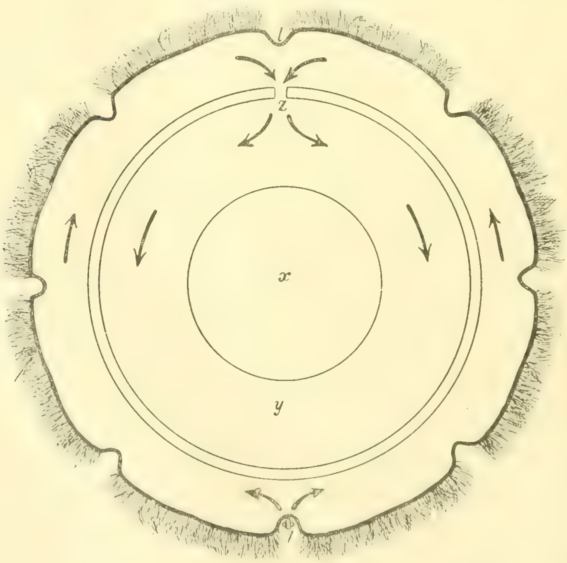


Fig. 7. Durchschneidungsversuch an *Aurelia* (Romanes). Erklärung im Text.

Zuerst ist zu erwähnen, daß er an *Aurelia aurita* drei verschiedene, tiefgehende Schnitte (vgl. Fig. 6, 7, 8) anbringen konnte, ohne die Erregungsleitung zum Verschwinden zu bringen. „Der Grad, bis zu dem das neuro-muskuläre Gewebe der Meduse verstümmelt werden kann, ohne daß seine physiologische Kontinuität verloren geht, ist höchst auffallend.“

Die Tatsachen, auf die er seine oben erwähnte Schlußfolgerung über die nervöse Natur der Leitung gründete, sind die folgenden:

1) Wird eine Anzahl Versuche unter Anwendung der drei obigen Durchschneidungsarten angestellt, so findet man, daß seitens

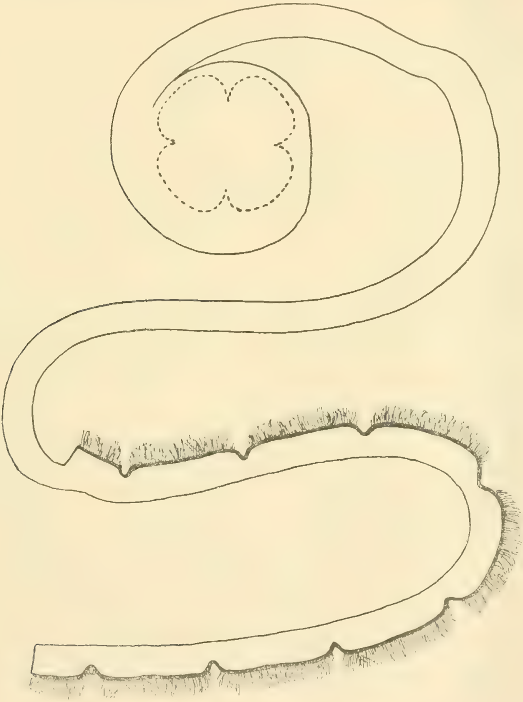


Fig. 8. Durchschneidungsversuch an *Aurelia* (ROMANES). Erklärung im Text.

der verschiedenen Tiere eine äußerst weitgehende Veränderlichkeit in der Toleranz besteht. Wird nun angenommen, daß das Gewebe, durch welche die Erregungswellen hindurchgehen, von funktionell gleichartiger Natur ist, so könnte kein Grund dafür angegeben werden, warum es so weitgehende Unterschiede gibt.

2) Ein noch strengerer Beweis dafür, daß die Leitung der Kontraktionswellen von der funktionellen Tätigkeit des Nervenplexus abhängt, und

daß sie nicht einfach myogene Wellen sind, wird von der Tatsache geliefert, daß, wenn in einem Spiralstreifen, der durch fortgesetzte Schnitte immer mehr verlängert wird, die Kontraktionswelle in einem bestimmten Punkt blockiert wird, die Blockade dann immer vollständig und ausschließlich an diesem Punkt stattfindet. (Die Blockade wird offenbar durch Durchschneidung von Nerven herbeigeführt.)

3) Schließlich der überzeugendste Beweis: Eine *Aurelia* wird nach Abtragung aller Randkörper (mit Ausnahme eines einzigen) wie ein

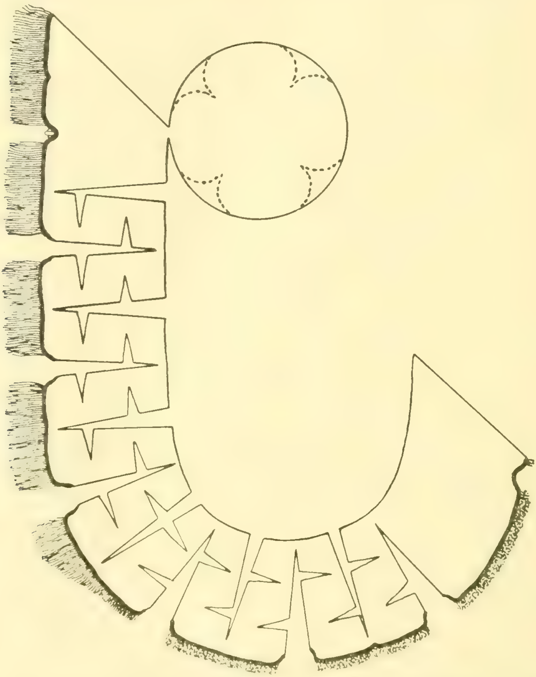


Fig. 9. Durchschneidungsversuch an *Aurelia* (Romanes). Erklärung im Text.

Parallelogramm abgeschnitten (Fig. 9). Das eine, am weitesten vom erhaltenen Randkörper entfernte Ende wird mit einem Pinsel so leicht berührt, daß keine Kontraktion der berührten Stelle direkt entsteht, wohl aber reflektorisch, d. h. nachdem die Erregung bis zum Randkörper gelangt ist. Während die Erregung durch das Gewebe zum Randkörper geleitet wird, ohne daß die Muskelschicht bei diesem Durchgange zuckt, kontrahieren sich die am Rand befindlichen cilienähnlichen Tentakeln wellenförmig, was nach Romanes den Verlauf der Erregungswelle sichtbar macht.

Er fand, daß die nervösen Erregungswellen wohl imstande sind, um die zwischengelegten Schnitte herumzugehen, ebenso wie dies die Kontraktionswellen vermögen. So ging z. B. bei dem in Fig. 9 wiedergegebenen Exemplar die Tentakelerregungswelle nach wie vor weiter, auch nachdem ROMANES das Gewebsstück in der (in der Abbildung ersichtlichen) außerordentlich eingreifenden Weise zerschnitten hatte. Diese Tatsache ist nach ROMANES eine der wichtigsten, welche die ganze Physiologie der Wirbellosen zutage gefördert hat. Denn sie beweist, daß die differenzierte Nervenfunktion, wo sie zum ersten Male bei einem Lebewesen auftritt, die Fähigkeit aufweist, beinahe in jedem Ausmaße von allen Teilen der gleichen Gewebsmasse vikariierend vermittelt zu werden.

Zur besonderen Veranschaulichung der Eigenschaften dieses eigentümlichen Nervenplexus vergleicht er ihn mit einem Stück Gaze. „Es ist klar, daß, wie wir auch das Gazestück durch solche radiäre oder spiralförmige Schnitte, wie sie in den Abbildungen dargestellt sind, zerschneiden, wir doch immer imstande sein werden, mit einer Nadel die Fäden der Gaze um die Schnitte herum zu verfolgen, ohne daß wir nur einmal dazu gezwungen wären, die Kontinuität des Weges zu unterbrechen. Denn gelangen wir zu dem Ende eines durchschnittenen Fadens, so können wir stets auf demselben zurückkehren und dann einen anderen dafür auswählen, der in der gewünschten Richtung verläuft. Und das ist es eben, was, wie wir schließen müssen, auch in den Fasern dieses nervösen Netzwerkes vor sich geht, sofern wir annehmen, daß diese sichtbaren Fasern die einzigen leitenden Elemente sind, welche existieren. Jedesmal, wenn eine Erregungswelle bei einem Schnitt anlangt, geht sie, wie wir folgern müssen, zurück und nimmt ihren Weg durch die Nachbarfasern usw., bis es ihr endlich gelingt, rings um die ganze Zahl der Schnitte herumzukommen."

Bezüglich der Verbindung der einzelnen Nervenzweige untereinander nimmt ROMANES entschieden eine Kontiguität und keine Kontinuität an, denn „gerade so wie in einem Stück Gaze die es zusammensetzenden Fäden, obwohl sie einander oft begegnen, doch niemals wirklich verschmelzen, so vereinigen sich auch in dem nervösen Netzwerk von *Aurelia* die es aufbauenden Fasern niemals, wenn sie auch oft miteinander in Berührung kommen".

Zur Erklärung der Erscheinung, die zum Teil auch mit den Eigenschaften der Nervenfasern der höheren Tiere in Widerspruch steht, daß hier die Erregung einer Faser auf eine von ihr getrennte andere Faser übergeht (sozusagen also eine funktionelle Kontinuität existiert), nimmt ROMANES an, daß hier eine Art physiologischer Induktion stattfindet.

ROMANES fand schließlich noch eine andere merkwürdige Eigentümlichkeit der Erregungsleitung. Wird *Aurelia* spiralförmig aufgeschnitten, so kommt es mitunter vor, daß an einer bestimmten Stelle des Streifens die Erregungswelle blockiert wird. Wird die Durchschneidung bis zu dieser Blockadestelle geführt, so kann es geschehen, daß nach einiger Zeit die Blockade verschwindet. Sodann kann der Schnitt eventuell bis zu einer anderen Blockadestelle weitergeführt werden usw. Diese Wiederherstellung der Leitungsfähigkeit geht allmählich vor sich.

Dasselbe kann zur Beobachtung kommen, wenn an einem ziemlich langen kontraktilen Streifen mehrere senkrecht gerichtete Einschnitte auf der einen oder der anderen Seite angebracht werden.

Vorübergehende Blockadeerscheinungen können endlich nicht nur durch Durchschneidung, sondern auch durch gelinde Kompression herbeigeführt werden.

An der Hand dieser Erscheinungen erörtert dann Romanes die allgemeine Frage nach der Neuentstehung von Nervenfunktionen, ausgehend von der Theorie H. Spencers über die Neurogenese. Zunächst betrachtet er die Frage von ihrer morphologischen Seite. Er schreibt:

„Nun müssen wir bei all den genannten Fällen vorübergehender Blokade schließen, daß, wenn es den Kontraktionswellen schließlich gelingt, sich eine Passage zu verschaffen, irgendwelche strukturelle Aenderungen des Gewebes an dem betreffenden Orte der Verletzung eingetreten sind, die der funktionellen Aenderung der Wiederherstellung der physiologischen Kontinuität entsprechen. Die vorher an einem gewissen Punkt des Schnittes angehaltenen Wellen vermögen schließlich, nachdem sie eine gewisse Zeit lang an die Barriere anstießen, diese Barriere zu überwinden, um dann ihren Weg unbehindert weiter fortzusetzen. Welcher Natur ist dann die strukturelle Aenderung, welche stattgefunden hat?“

Vor der anatomischen Entdeckung des Nervenplexus hätte nach Romanes diese Erscheinung als experimentelle Grundlage für die Theorie von Herbert Spencer über die Entstehung des Nervengewebes im allgemeinen dienen können. „Dieser Theorie zufolge differenzieren sich die ersten leitenden Gewebe oder rudimentäre Nervenfasern aus den benachbarten kontraktilen Geweben oder aus gleichartigem Protoplasma infolge eines integrativen Vorganges, welcher einfach auf dem Gebrauch[1]) beruht; so daß, ebenso wie das fließende Wasser das von ihm passierte Bett kontinuierlich erweitert und vertieft, die molekularen oder nervösen Erregungswellen, indem sie fortwährend durch dieselben Strecken von Geweben fließen, immer mehr dazu neigen, funktionell differenzierte Durchtrittslinien für sich selbst auszuhöhlen.“

Nach der Entdeckung des Nervenplexus bei diesen Tieren dürfte jedoch nach Romanes nicht mehr eine Genese neuen Nervengewebes daraus erschlossen werden. Vielmehr würde es sich dabei handeln um „eine Zunahme der funktionellen Tätigkeit von schon gut differenziertem Nervengewebe. Mit anderen Worten, wir brauchen nicht anzunehmen, daß in der Gegend der Blockade neues Nervengewebe gebildet wird, dagegen können wir vermuten, daß die hier schon vorhandenen Nervenfasern keine ausreichende Leistungsfähigkeit für die an sie gestellten größeren Ansprüche besitzen und, während sie zunächst unfähig sind, später eventuell befähigt werden, die Erregungswelle genügend fortzuleiten, um eine Muskelkontraktion auszulösen.“

In dieser Beweisführung Romanes' fehlt jedoch der Nachweis einer Prämisse, daß nämlich die Blockadestelle *vor jenem Eingriff* tatsächlich leitungsunfähig war. Man braucht nämlich die Wieder-

1) In einer Fußnote erkennt Romanes jedoch an, daß die Bedeutung des Gebrauches und Nichtgebrauches im Gebiete des Nervensystems schon von Lamarck hervorgehoben wurde.

herstellung bei Erregungsleitung weder durch Neuentstehung von Nervengewebe, noch durch Verstärkung der funktionellen Eigenschaften der vorherbestehenden Nervenelemente zu erklären, sondern kann sie viel einfacher als Erholung von den experimentellen Eingriffen (Durchschneidung, Kompression) deuten.

An Streifen von *Aurelia* konnte Romanes auch die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktionswelle ermitteln, die er hauptsächlich je nach der Länge und Breite des Streifens sehr variabel fand. In dieser Hinsicht wurden verschiedene Teile der Umbrella, sowie auch der Einfluß äußerer Bedingungen (Temperatur, Ausdehnung) und Gifte (Narkotika) untersucht. Er fand unter anderem, daß Amylnitrit, Coffein und selbst Strychnin nach lokaler Applikation die Kontraktionswellen selbst bei so kleinen Gaben blockiert, daß es eben nur bitter schmeckt. Ja, selbst Süßwasser blockiert vollständig die Kontraktionswellen, nachdem der Streifen seiner Einwirkung während etwa $^1/_2$—1 Stunde ausgesetzt wurde, und übt eine dauernde erregungsverlangsamende Wirkung aus, nachdem das Gewebe sich im Seewasser erholt hat.

Auch die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregung (die er als „stimulus-wave" bezeichnet[1])), wurde an Streifen von *Aurelia* ermittelt. Hierzu bediente er sich der Erscheinung (vgl. oben), daß bei schwachen Reizungen die nervöse Erregungswelle durch die Kontraktion der Tentakel sichtbar und verfolgbar gemacht wird. Er fand nun, daß die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Tentakelwellen bloß die Hälfte derjenigen der Kontraktionswelle, und zwar 9 Zoll pro Sekunde beträgt. Dies gilt jedoch nur für diejenigen schwachen Reize, die nicht zugleich eine Kontraktion der Muskelschicht direkt auslösen. Denn bei stärkeren Reizungen konnte Romanes stets beobachten, daß die Tentakelwelle 1 oder 2 Zoll vor der Kontraktionswelle einherlief.

Dagegen betrug die Reflexzeit der Reaktionen des Manubriums stets denselben Wert, gleichgültig wie starke Reize er auf die Glocke applizierte.

Eine Art durch Ermüdung („exhaustion") herbeigeführter Blockade wurde bei der folgenden Beobachtung gefunden. Wenn die Brücke zwischen zwei ausgeschnittenen Partien sehr klein ist, kann es vorkommen, daß die erste Erregungswelle durchtritt, während die darauffolgenden hier Halt machen. Verstärkt man aber die Reizung bei gleichzeitiger Applikation eines Tropfens Alkohol, so treten dann alle Wellen hindurch.

Aus der folgenden Beobachtung geht hervor, daß die Lithocysten (welche von Romanes, wie erwähnt, ohne weiteres als Ganglien gedeutet werden) ihren regulatorischen Einfluß auch auf fernliegende kontraktile Gegenden ausüben. Umstehende Fig. 10 zeigt einen eigentümlich eingeschnittenen Teil der Umbrella einer *Aurelia*, der nur noch einen Randkörper besitzt. Die Lithocyste fährt fort die Gewebsstrecke *xxxx* zu erregen, und die Kontraktionswellen gehen durch die verbindende Brücke *y* auf die übrigen Gewebsteile *zzzz* der Subumbrella über. Dies war der gewöhnliche Fall; sehr oft wurde jedoch beobachtet, daß die Kontraktionswellen nicht von der Lithocyste

1) Auch Romanes gebraucht immer das Wort „Stimulus" für die Erscheinung, die man heute als „Erregung" bezeichnen sollte.

oder vom Teil *xxxx*, sondern vom Punkt *o* im Teil *zz* ausgingen. Wurde dann der Randkörper abgetragen, so hörten auch die in *o* entstehenden spontanen Bewegungen auf.

Diese Eigenschaft (schließt Romanes), welche für die Lithocysten mitunter nachweisbar ist, daß sie ihren Ganglieneinfluß auf von ihrem eigenen Standort fernliegende Teile entfalten können, dürfte bloß durch die Annahme erklärbar sein, daß in dem Orte, wo unter diesen Umständen die Kontraktionen entstehen, einige zerstreute Ganglienzellen von beträchtlichem funktionellem Werte gelegen sind, die doch nicht ausreichende Kraft besitzen, um Kontraktionswellen zu erzeugen, ohne eine Verstärkung durch irgendwelche von den Lithocysten durch den Nervenplexus ihnen übermittelte erregende Einflüsse erfahren zu haben.

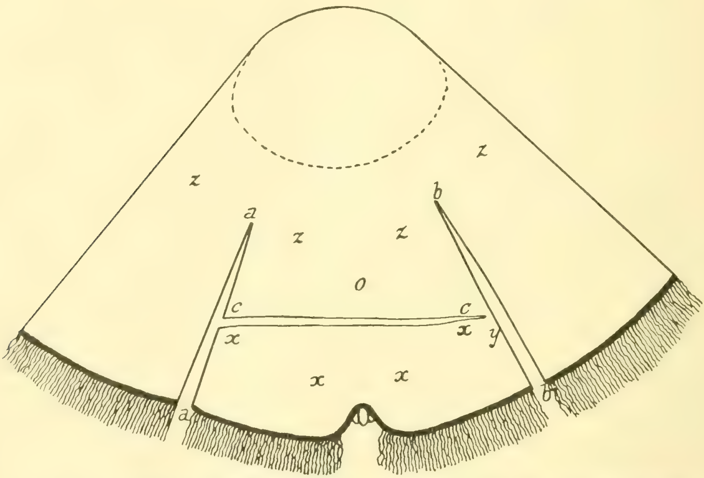


Fig. 10. Eigentümlich eingeschnittener Teil der Umbrella von *Aurelia* (Romanes). Erklärung im Text.

Diese Deutung und diese Erscheinung bilden jedoch schwere Einwände gegen die sonstige Annahme Romanes', daß die Lithocysten Bewegungszentren sind, und lassen sie wieder eher als reizaufnehmende und reizumwandelnde Sinnesorgane erscheinen.

Zur Kenntnis der Erregungsleitung, durch welche die verschiedenen Partien einer Meduse miteinander verbunden sind, tragen noch die folgenden Versuchsergebnisse bei, die Nagel (23, 24) an *Carmarina* nach Anlegung verschiedenartiger radiärer Einschnitte am Schirmrande erzielte. „Es ist (schreibt er) die Weiterleitung der in den Randfäden erzeugten Erregungen, welche durch die radiären Schnitte unterbrochen wird. Wie aber ein radiärer Schnitt motorische Störungen nicht hervorruft, so auch keine sensiblen, sondern diese treten erst ein, wenn rechts und links von einem Randfaden eingeschnitten wird. Wird sodann dieser Faden chemisch oder mecha-

nisch gereizt, so bleibt die Reaktion (zuerst lokale Verdickung und darauf korkzieherähnliche Krümmung) auf ihn beschränkt und umgekehrt, wenn die übrigen Partien des Tieres gereizt werden. Die Assoziation zwischen den durch die einzelnen Randfäden vermittelten Erregungen erfolgt im Schirmrande, also jedenfalls in den Ringnerven. Eine diametrale nervöse Verbindung der einzelnen Schirmrandteile besteht nicht."

„Die Koordination (fährt NAGEL fort) der Bewegungen der Schwimmglocke erfolgt ebenfalls durch Vermittelung der Ringnerven, doch ist die Fähigkeit, rhythmische Bewegungen auszuführen, nicht an die Integrität des geschlossenen Ringes gebunden . . ." (vgl. unten).

Ferner fand er, daß abgeschnittene Tentakel oder Teile von solchen wohl noch die lokale Kontraktion, nie aber das rasche Zusammenzucken und die spiralige Krümmung zeigen. Diese würden also ebenfalls durch den Nervenring vermittelt.

Daß die Erregungsleitung eine nervöse und keine muskuläre ist, suchte BETHE (3) durch folgende Versuche nachzuweisen. Im Gegensatz zu den meisten Medusen, bei denen, wie erwähnt, der Nervenplexus untrennbar mit den Muskelementen vermischt ist, gibt es bei *Rhizostoma* (vgl. Fig. 4) große (an stattlichen Individuen 1—2 cm breite) muskelfreie Felder, welche vom Nervenplexus (nach BETHE einem Nervennetz) durchzogen werden. Schneidet man die betreffenden Partien der Glocke heraus, so erhält man Streifen, welche aus Muskelfeldern bestehen, die miteinander nur durch Nervenelemente verbunden sind. Reizt man nun an diesen Streifen die muskelfreien Felder, so zuckt nach BETHE der ganze Streifen.

Andererseits sah BETHE, daß, wenn an einem randkörperfreien Stück die einzelnen, am Querschnitte direkt zutage liegenden Muskelfasern mechanisch gereizt und jegliche Mitreizung von Nervenelementen sorgfältig vermieden wird, nur das Muskelbündel schnell zusammenzuckt, das von der Nadel getroffen ist, während alle übrigen in vollkommener Ruhe verharren. Am besten soll dieser Versuch bei *Cotylhoriza* gelingen, „weil sich hier die Muskulatur faltig in die Gallerte einsenkt, während die Nerven über diese Falten glatt fortziehen".

d) Die Wirkung von Giften.

ROMANES hat auch die Wirkung einiger Gifte (Chloroform, Amylnitrit, Coffein, Strychnin, Veratrin, Digitalin, Atropin, Nikotin, Morphin, Alkohol, Kurare, Kaliumcyanid) auf die Medusen untersucht. Von seinen Ergebnissen verdienen hier die die Strychninwirkung betreffenden besonders hervorgehoben zu werden.

Hierzu verwendete er *Cyanaea capillata*, deren spontaner Rhythmus sehr regelmäßig ist. Nach Strychninwirkung tritt zunächst Unregelmäßigkeit des Rhythmus ein und dann gut ausgesprochene Konvulsionen, in Form eines tonischen Krampfes, d. i. einer kräftigen und andauernden Systole. Die Krämpfe treten anfallsweise auf, kurz, die Medusen zeigen, wenn sie der Einwirkung des Strychnins ausgesetzt werden, alle Symptome der Strychninvergiftung der höheren Tiere. Der Tod tritt jedoch stets in völligem Expansionszustand ein. Mehr minder ausgesprochen fand er die gleiche Wirkung an anderen Medusen

(*Sarsia*, *Tiaropsis*). An *Tiaropsis diademata* konnte er sich sehr gut von der Erhöhung der Reflexerregbarkeit überzeugen.

In seinen diesbezüglichen theoretischen Ausführungen hebt Romanes den Umstand ausdrücklich hervor, daß aus den von ihm beobachteten Giftwirkungen der Schluß zu ziehen ist, daß es allgemeine Eigenschaften gibt, welche das Nervensystem dieser Tiere mit demjenigen der höher organisierten vereinigen.

Von den sonst bei höheren Tieren gültigen Gesetzmäßigkeiten fand er hier jedoch eine Ausnahme bezüglich der Erholung nach Entfernung der Gifte. Die Medusen vermögen sich nämlich stets von der Lähmungswirkung, die durch obige Gifte herbeigeführt wird, zu erholen, nachdem sie in reines Seewasser gebracht werden, auch dann, wenn jegliches Zeichen von Reizbarkeit verschwunden war.

Er zieht verschiedene Gründe zur Erklärung dieses Verhaltens herbei, hat jedoch vielleicht den wichtigsten und doch naheliegenden Umstand nicht berücksichtigt, nämlich das Fehlen eines in sich geschlossenen, d. h. mit dem umgebenden Wasser nicht frei kommunizierenden Kreislaufsystems. Durch diesen Umstand wird auch die Raschheit erklärt, mit der die Folgen der Giftwirkung und des O_2-Mangels ebenso wie die nach Erstickung auftretenden Erholungserscheinungen an diesen Tieren einsetzen.

Von den mit spezifisch wirkenden Giften angestellten Versuchen seien hier noch die von Sanzo (31) erwähnt.

L. Sanzo ging bei seinen im Laboratorium Gaglios ausgeführten Untersuchungen an *Carmarina hastata* von dem von den früheren Forschern vielfach vertretenen Standpunkt aus, daß die Medusen der Herzkammer des Frosches vergleichbar sind. Sein Versuchsplan bestand wesentlich darin, Hemmungsvorgänge in den rhythmischen Bewegungen der Glocke durch die Wirkung derjenigen Gifte (Pilokarpin, Nikotin, Muskarin) auszulösen, die bekanntlich die Herzbewegungen der Wirbeltiere durch Erregung des Vagus hemmen.

Tatsächlich fand er, daß die Einführung aller dieser Gifte in die Magenhöhle (eine halbe Pravazsche Spritze einer $^1/_{5000}$ Muskarinlösung, oder eine ganze Spritze einer $^1/_{100}$ Pilokarpinlösung, oder schließlich zwei volle Spritzen einer $^1/_{100}$ Nikotinlösung) zunächst eine Kraft- und Frequenzsteigerung der Bewegungen herbeiführt, hierauf aber Abschwächung und Verlangsamung derselben bis zum endgültigen Stillstand in Erschlaffung.

Zur Feststellung des Angriffsortes der lähmenden Giftwirkung stellte er nun folgende weiteren Versuche an.

1) Direkte mechanische oder elektrische Reizung der Oberfläche der vergifteten Meduse hat zwei oder mehrere Zuckungen zur Folge. Die Erregbarkeit der Muskelfasern ist also dabei erhalten.

2) Wird eine normale Meduse in zwei gleiche Teile geteilt bis auf einen kleinen Streifen des Schirmrandes, der beide Hälften als eine Brücke verbindet, und werden beide Hälften in zwei nebeneinander gestellte, mit Seewasser gefüllte Becher eingetaucht, so sieht man, daß, solange die Brücke des Schirmrandes erhalten ist, die beiden Hälften rhythmisch und synchron weiterpulsieren (Romanes). Wenn nun die eine Hälfte mit Pilokarpin vergiftet wird, so hören die Bewegungen der entsprechenden Hälfte überhaupt nicht auf. Der Stillstand tritt erst dann auf, wenn entweder die Verbindung mit der normalen Hälfte unterbrochen oder der die Ganglien und den Nerven-

ring enthaltende Schirmrand der normalen Hälfte ausgeschnitten wird. Das Leitvermögen der motorischen Nervenfasern wird also durch die genannten Gifte nicht geschädigt.

3) Wird die vergiftete Hälfte beim obigen Versuche mechanisch gereizt, so antworten beide Hälften mit Zuckungen, was beweist, daß die afferenten Nervenfasern oder Nervenzellen durch das Pilokarpin nicht beeinträchtigt werden. Erst wenn auf das Verbindungsstück ein Streifen mit Kokainlösung getränkten Löschpapiers appliziert wird, verliert die mechanische Reizung der mit Pilokarpin behandelten Hälfte jede Wirkung auf die Bewegungen der normalen Hälfte.

Zur Lösung der Frage, ob dem durch die Einwirkung der genannten Gifte herbeigeführten Stillstand die Erregung eines Hemmungsvorganges der Ganglien oder ein Lähmungsvorgang zugrunde liegt, injizierte er nachträglich der bewegungslosen Meduse eine halbe Spritze einer 1-proz. Atropinlösung, die bekanntlich am Herzen die Vagusenden lähmt und mithin die durch obige Gifte herbeigeführte Hemmung aufhebt. Tatsächlich fand er, daß auch die Meduse stets hernach wieder anfängt, sich spontan für längere Zeit zu bewegen. Diese Bewegungen unterscheiden sich jedoch vielfach von den normalen. Ihre Frequenz ist sehr hoch, die Kraft dagegen geringer als in der Norm. Sie erfolgen nicht synchron bei den verschiedenen Schirmteilen, und schließlich ist ihre Reihenfolge nicht mehr eine zu Gruppen geordnete, sondern sie gehen ununterbrochen vor sich.

Daraus schließt er, daß „Pilokarpin, Nikotin und Muskarin in kleinen Gaben bei Medusen einen normalen Hemmungsvorgang erregen und verstärken, und daß Atropin das Regulationsvermögen der Nervenganglien vernichtet, indem es entweder auf die Ganglienelemente oder auf die Hemmungsfasern eine lähmende Wirkung entfaltet“.

Eine weitere experimentelle Stütze für seine Annahme sieht Sanzo in der ebenfalls von ihm nachgewiesenen Erscheinung, daß, wenn faradische Reize auf die zentralen Teile sowohl der Sub- wie (noch besser) der Exumbrella appliziert werden, eine gewisse Verlangsamung der spontanen Bewegungen von der Subumbrella aus, ein wahrer diastolischer Stillstand von der Exumbrella aus eintritt.

Auch hier vernichtet gleichzeitige Atropinwirkung die Hemmungserscheinungen.

Werden die Reize dagegen auf in der Nähe des Nervenringes liegende Gegenden appliziert, so nimmt die Zahl und die Kraft der Pulsationen stets zu.

Schließlich wäre noch zu erwähnen, daß sich nach Bethe (3) die Alkoholwirkung auf Medusen zunächst in einer Erhöhung der Reflexerregbarkeit äußert.

e) Analyse des spontanen Rhythmus.

Romanes hat nicht versucht, die Bedingungen der Entstehung der spontanen rhythmischen Bewegungen der Medusen näher zu ermitteln. Er begnügte sich mit der Annahme, daß den von ihm in den Randkörpern lokalisierten Zentren die Eigenschaft der „Spontanität“ zukomme.

Dagegen versuchte er die Bedingungen der eigentümlichen Ausführung dieser Bewegungen näher festzustellen. Er betrachtet zunächst die Erscheinung, daß die Kontraktionen sämtlicher Abschnitte

einer normalen Glocke synchron erfolgen, und erblickt darin einen Fall von Koordination.

Die Erklärung, die er für diese Erscheinung vorschlägt, ist für die Acraspeden und die Craspedoten verschieden. Für die ersteren nimmt er, von der oben erwähnten Tatsache (vgl. p. 83) ausgehend, an, daß bei diesen Medusen die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregungswelle nicht größer ist als die der Kontraktionswelle, und daß der synchrone Rhythmus davon herrührt, daß „alle oder die meisten Ganglien genau die gleiche Zeit zu ihrer Ernährung beanspruchen. Der Rhythmus der verschiedenen Abschnitte wäre, dann obwohl genau identisch, doch in Wahrheit unabhängig". Romanes selbst bemerkt jedoch, daß dieser Schluß nicht einwandfrei ist. Wird z. B. die Umbrella zwischen zwei benachbarten Ganglien tief eingeschnitten, so geht dadurch die synchrone Tätigkeit mitunter verloren, indem bald der eine, bald der andere Abschnitt die Initiative bei der Erregung der Kontraktionswelle ergreift, die sich dann auf die übrigen Segmente fortpflanzt.

Anders bei den Craspedoten. Hier wäre eine wahre Koordination durch Vermittelung des Nervensystems vorhanden. Auf Grund von Schnittversuchen fand er bei *Sarsia*, daß der Glockenrand allein dazu ausreicht, die Koordination zu erhalten. Andererseits sind die Folgen von vier kurzen radiären Einschnitten in den Rand bei einer von den Species *Tiaropsis*, *Taumantias*, *Staurophora* etc. in der Regel sehr erheblich. Jedes zwischen zwei benachbarten Einschnitten eingeschlossene Viertel zeigt eine starke Neigung, unabhängig tätig zu sein. Außerdem verlieren die Tiere sehr bald infolge dieser verhältnismäßig geringen Eingriffe überhaupt die Fähigkeit, sich spontan zu bewegen. Daraus wird der Schluß gezogen, daß bei dieser Art eine wahre gangliäre Koordination im engeren Sinne des Wortes ausschließlich durch die Randkörper vermittelt wird.

Schließlich erwähnt er, daß manche starken mechanischen Allgemeinreize („severe nervous shock") die Koordination der Sarsien vorübergehend aufzuheben vermögen. Die Methode, deren sich Romanes bediente, um einen „nervous shock" ohne Verletzung des Tieres herbeizuführen, bestand darin, das Tier für wenige Sekunden aus dem Wasser zu holen und es auf einen kleinen Amboß zu legen, auf den er dann mit einem Hammer heftig aufschlug. Wenn die Meduse unmittelbar darauf ins Seewasser zurückgebracht wurde, zeigte sich zunächst die Spontanität verloren unter Erhaltung der Reizbarkeit. Später begann jedoch die Spontanität, wieder aufzutreten, war jedoch in ihren ersten Stadien durch vollständiges Fehlen der Koordination ausgezeichnet. Bald war sie aber wieder vollkommen hergestellt.

Wesentlich dasselbe fand statt, wenn die Sarsien durch eine andere Methode schweren mechanischen Einwirkungen unterworfen wurden. Diese Methode bestand in heftigem Schütteln der in einer halb mit Seewasser gefüllten Flasche befindlichen Sarsien. In diesem Fall verloren die Tiere zunächst nicht nur die Spontanität, sondern sogar die Reizbarkeit.

Zur Erklärung der Erscheinung, daß die spontanen Bewegungen einen Rhythmus zeigen, zieht Romanes das von ihm schon durch künstliche Reizungen (vgl. oben p. 67 f.) nachgewiesene Refraktärstadium der peripheren Gebilde heran. Die Bedingungen des Rhythmus wären also nach Romanes nicht in den Zentren, sondern in den

Muskeln zu suchen. Seine Theorie bezeichnet er vielfach mit dem Namen „exhaustion theory“ (Erschöpfungstheorie).

Nach jeder Zuckung wird das kontraktile Gewebe infolge der Erschöpfung relativ unerregbar, und es muß einige Zeit vergehen, damit die Erregbarkeit wieder die ursprüngliche Höhe zurückgewinnt. Dieser Annahme zufolge würde also die von den Zentren ausgehende Erregung eine kontinuierliche sein, sich aber infolge der Erregbarkeitsschwankungen des kontraktilen Gewebes in eine intermittierende umwandeln. Ist die Erregbarkeit eines Muskels, wie z. B. des Manubriums von *Sarsia* (vgl. oben p. 63), im Vergleich zu anderen eine größere, so ist die Tätigkeit des ersteren eine tonische oder tetanische und keine rhythmische.

Romanes stellt seine Theorie des Rhythmus der von ihm als Widerstandstheorie bezeichneten in der folgenden Weise gegenüber:

„Bei beiden wird angenommen, daß die Anhäufung der Energie durch die Ganglien ein kontinuierlicher Vorgang ist; allein während die Widerstandstheorie weiter annimmt, daß der Rhythmus ausschließlich auf einer intermittierenden und periodischen Entladung dieser angehäuften Energie durch das Gangliengewebe beruht, nimmt die Erschöpfungstheorie an, daß der Rhythmus im wesentlichen von einem periodischen Vorgang von Erschöpfung und Erholung abhängt.“

Ein Einwand ist jedoch, wie erwähnt, gegen die Theorie von Romanes zu erheben. In seinen Versuchen, deren Ergebnisse die experimentelle Grundlage dieser Schlußfolgerungen bilden, hat er nie vollständig die Nervenelemente vom kontraktilen Gewebe getrennt. Eine solche Trennung ist ja überhaupt hier undurchführbar, wo ein Nervenplexus innig mit den kontraktilen Elementen vermischt ist. Infolgedessen bleibt die Frage, ob der Rhythmus neurogen oder myogen ist, immer noch offen.

Derselbe Einwand ist im wesentlichen auch gegen die Deutung einiger Versuchsergebnisse Loebs (19) zu erheben, der als eine Hauptbedingung für das Zustandekommen des spontanen Rhythmus das Vorhandensein von Na-, Ca- und K-Ionen in bestimmten Geweben ansieht. Der Befund, von dem er ausging, ist der folgende:

Wird das Zentrum einer Hydromeduse (*Gonionema*) in eine reine $^5/_8$ NaCl- oder $^5/_8$ NaBr-Normallösung getaucht, so beginnt es unmittelbar nach der Operation für eine Stunde rhythmisch zu schlagen. Daraus wird gefolgert, daß das Zentrum ebenso wie der Rand spontane Zuckungen auszuführen vermag. Warum fragt Loeb, pulsiert das Zentrum dann im Seewasser nicht ebenso rhythmisch? Wenn es nun in eine Lösung gebracht wird, welche 98 ccm $^5/_8$ n NaCl + 2 ccm $^{10}/_8$ n $CaCl_2$ enthält, hört es auf zu pulsieren. Dasselbe gilt auch für eine Lösung von 98 ccm $^5/_8$ n NaCl + 2 ccm $^5/_8$ n KCl oder eine Lösung von 96 NaCl + 2 $CaCl_2$ + 2 KCl. Demnach sind es die Ca- und K-Ionen des Seewassers, welche nach Loeb das Zentrum hindern, rhythmisch zu pulsieren. Der Unterschied, welcher zwischen dem Verhalten des Zentrums und des Randes besteht, wird ohne weiteres darauf zurückgeführt, daß sich ersteres myogen und letzteres neurogen kontrahiert, eine Annahme, die er nicht weiter begründet und welche wohl mit den anatomischen Befunden eines überall verstreuten Nervenplexus in direktem Widerspruch steht.

Außerdem sind auch die randlosen Acalephen (*Aurelia aurita*)

zu berücksichtigen, welche, wie wir gesehen haben, früher oder später im Wasser sich wieder zu kontrahieren beginnen.

Trotzdem gelangt Loeb zu dem Schluß, „daß die rhythmischen Kontraktionen von *Gonionema* von der Gegenwart bestimmter Mengen von Na-, Ca- und K-Ionen in den Eiweißkörper-Ionen der Gewebe abhängen. Diese bestimmten Ionenmengen unterscheiden sich offenbar (?) je nach den verschiedenen Gewebsarten. Myogene Zuckungen werden durch eine kleinere Menge von K- und Ca-Ionen in der umgebenden NaCl-Lösung verhindert, als neurogene Kontraktionen oder Kontraktionen, welche in ganglienhaltigen Teilen entstehen".

Auch J. v. Uexküll (36) wirft die Frage auf, wie die spontanen rhythmischen Bewegungen der Medusen zustande kommen. Seine Versuche stellte er an *Rhizostoma pulmo* an. Leider ging er dabei meist von seinen grobmechanischen, unhaltbaren, an Echinodermen (s. u.) gewonnenen Anschauungen aus, die er ohne weiteres auf die Medusen überträgt.

So beginnt er mit der unbegründeten und unrichtigen Behauptung, daß die Medusen keiner Richtungsbewegung fähig sind. „Das unverletzte Tier (schreibt er) sucht weder seine Nahrung noch flieht es vor schädlichen Reizen. . . Die Bewegungsrichtung von *Rhizostoma* wird ausschließlich durch die Form der Tiere bestimmt. Ihr gewölbter Schirm läßt sie leicht von Hindernissen abgleiten oder durch den Gegenstoß im rechten Winkel abprallen."

Daß nun die Meduse sowohl spontan, wie auf tetanisierende (kontinuierliche) Reizwirkungen mit rhythmischen Kontraktionen antwortet, wird von ihm durch sein sog. Dehnungsgesetz und die „Klinkung" erklärt, die darin bestehen soll, daß „ein nervöses Zentrum, das nach Eintreffen der Erregung eine Tonussteigerung erfährt und hierdurch für die nächste Erregung unzugänglich wird, sich eine refraktäre Periode gegenüber tetanischer Reizung verschaffen kann und, nachdem es seinen Tonus der Muskelfaser übertragen hat, für die andauernd eintreffenden tetanischen Erregungswellen wieder so lange empfänglich ist, bis es der steigende Tonus für die Erregungswellen wieder ausgeklinkt hat.

Ich halte es (fügte er hinzu) nicht für schwierig, diese Zurückführung der Rhythmizität auf die Klinkung, die bei den Seeigeln von mir erwiesen wurde, auf die Medusen auszudehnen.

Noch auf eines sei hingewiesen. Bei den Seeigeln fand ich, daß Dehnung den Tonus in den Muskeln und ihren Zentren zum Fallen brachte. Wenn wir das gleiche für die Medusen annehmen, so wird uns der Einfluß der Elastizität des Schirmes auf die Schlagfolge und die Koordination ohne weiteres verständlich: erst wenn alle Muskelfasern gleichmäßig gedehnt sind, sind sie auch für die gleichen Erregungen eingeklinkt."

Zur Lösung der Frage nach der Bedeutung der Randkörper zieht er folgende Versuchsergebnisse und Schlußfolgerungen in Betracht. „Man nimmt einer *Rhizostoma* aller Randkörper bis auf einen fort und wartet ab, bis sie die Schwierigkeiten, die infolge der langsamen Reizleitung einer gleichmäßigen Innervierung entgegenstehen, überwunden hat und wieder regelmäßig schlägt. Dann genügt es, mit einem beliebigen Gegenstande das letzte Randkörperchen an der Schwingung zu verhindern, und der ganze Schirm steht momentan

still. Meist genügt es, den Randkörper passiv in leichte Bewegung zu versetzen, um eine neue Reihe von Schlägen des Schirmes anzuregen.

Jetzt wissen wir, woran wir sind: ein Zentrum für den Rhythmus haben wir nicht vor uns, denn für ein solches muß es vollkommen gleichgültig sein, ob es geschaukelt wird oder nicht. Dagegen haben wir im Randkörper ein Rezeptionsorgan für mechanischen Reiz zu sehen und weiter nichts. Der hohle Stiel des Randkörpers mit seinen Konkretionen am freien Ende gleicht dem Klöppel einer Glocke, der nicht mit der Glocke zusammenschwingt, sondern Eigenschwingungen ausführt, die ihn immer wieder an die Glocke anschlagen lassen. . .

Ueber die Rolle, die die Randkörper beim Schwimmen der Meduse spielen, sind wir auch ohnedies im klaren: bei jedem Schlage werden die Randkörper hin und her bewegt. Dadurch erzeugen sie eine Erregung, die sich im Nervennetz verbreitet, in die eingeklinkten Muskelzentren eintritt und die Muskeln zur Kontraktion bringt. Sowie die eingetretene Erregung den Tonus zum Steigen gebracht hat, werden die Zentren ausgeklinkt, und die noch vorhandene Erregung im Nervennetz verläuft wirkungslos. Man sieht, daß es bei Einrichtung ziemlich gleichgültig ist, ob alle oder nur einzelne Randkörper die Erregung erzeugen, immer wird ein einheitlicher Schlag zustande kommen. . . ."

Hierdurch werden die Randkörper also, im Gegensatz zu den freilich viel mehr begründeten Anschauungen der anderen Forscher, als eine Art von „proprioreceptiven" Sinnesorganen aufgefaßt und nicht als äußere oder „exteroreceptive" Sinnesorgane. Diese Auffassung Uexkülls steht jedoch in offenem Widerspruch zu den oben erwähnten Versuchsergebnissen über die Lichtwirkung.

Bethe (3) suchte im letzten Kapitel seines Buches über die allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, in welchem er die rhythmischen Bewegungen der Tiere und darunter insbesondere der Medusen (*Cotylorhiza, Rhizostoma, Carmarina, Olindias*) bespricht, nachzuweisen, daß Herz und Meduse physiologisch eine auffällige Aehnlichkeit zeigen. Die Beweise hierfür erblickt er namentlich in der Uebereinstimmung der Reaktionen des sinuslosen Herzens und der randkörperfreien Meduse auf künstliche Reize.

1) „Beim nicht pulsierenden Herzen (oder Teilen desselben) und bei stillstehenden Medusen und Medusenstücken wird jeder einmalige Reiz, sei er mechanisch oder elektrisch, nur mit einer einzigen Kontraktion beantwortet. Dauerreize, gleichgültig ob sie aus einer schnellen Aufeinanderfolge von Einzelreizen bestehen (faradische und wiederholte mechanische Reizung) oder kontinuierlich sind (konstanter Strom, chemische und osmotische Reize), rufen rhythmische Pulsationen hervor. Die Zahl derselben ist in gewissen Grenzen von der Stärke des Reizes abhängig."

2) Die Eigenschaften aber, durch welche die Meduse dem Herzen noch mehr ähnelt, sind, nach Bethe, das Refraktärstadium, die Extrasystole und die kompensatorische Pause, die er an allen seinen Medusen experimentell feststellen konnte[1]).

1) Das Refraktärstadium an Medusen ist, wie wir gesehen haben, schon von Romanes deutlich beleuchtet worden, der es ja als Grundlage seiner „Erschöpfungstheorie" nimmt und durch chemisch-physiologische Betrachtungen zu erklären sucht.

Weiter sucht BETHE die Frage zu erörtern, ob diese Eigenschaften neurogen oder myogen sind. Entgegen der Auffassung ROMANES' glaubt BETHE nicht in den Muskelelementen, sondern in den Nervenelementen den Entstehungsort des Rhythmus suchen zu müssen.

„Ich glaube (so schließt er sein Buch), daß daher auch bei den Medusen und beim Herzen dem nichts im Wege steht, die rhythmischen Bewegungen als Reflexe anzusehen, bei denen ein konstanter Reiz durch Summation zu rhythmischen Entladungen führt. Durch das Vorhandensein eines starken Refraktärstadiums wird das Entstehen rhythmischer Erfolge gefördert, vielleicht erst möglich gemacht. Da wir ein Refraktärstadium als eine häufige Eigenschaft nervöser Zentralteile (resp. Fibrillengitter) kennen gelernt haben, so dürfen wir auch hier die refraktäre Periode auf das Konto der nervösen Elemente setzen."

YERKES (41) erörtert die Rolle des Zentralnervensystems von *Gonionema* bei den von ihm in seiner früheren Mitteilung beschriebenen Reizbeantwortungen. Bei Betrachtung dieser Analyse müssen wir zunächst die Definition der Zentren kennen lernen, wie sie von YERKES angenommen wird, weil eben die Einwände, die gegen seine Schlußfolgerungen zu erheben sind, aus dieser Definition hervorgehen.

Er betrachtet als Zentralnervensystem den von den Gebr. HERTWIG beschriebenen Doppelnervenring des Randes der Hydromeduse (vgl. oben). „Dieser Doppelnervenring (schreibt er) bildet das sogenannte Zentralnervensystem der Hydromedusen. Die in der Subumbrella gefundenen Fasern und Zellen stellen das periphere Nervensystem dar." Wir haben jedoch gesehen, daß diese Unterscheidung bei den Medusen und überhaupt bei den mit einem diffusen Nervenplexus versehenen Cölenteraten nicht durchführbar ist, und daß sie jedenfalls nicht im geringsten der Unterscheidung zwischen den Zentren und peripheren Bahnen des animalen Nervensystems der Wirbeltiere entspricht. Es dürften vielmehr hier auch dem sogenannten peripheren Nervensystem, das auch Zellen enthält, zentrale Eigenschaften zuzuschreiben sein.

Sehen wir nun, an der Hand seiner Darstellung, zu, was für Schlüsse YERKES zunächst aus seinen Untersuchungen zieht:

1) „Die Reaktionen besonderer Organe oder Teile von *Gonionema* sind in ihrer Ausführung nicht von der funktionellen Tätigkeit des Zentralnervensystems abhängig.

2) Reizbarkeit, oder Empfindlichkeit, ist eine Eigenschaft aller Teile des Tieres, mit Ausnahme der Glockengallerte und der Oberfläche der Exumbrella; sie variiert jedoch je nach den verschiedenen Gegenden in weitem Umfange."

Diese Schlüsse zieht YERKES aus den folgenden Versuchsergebnissen, die er an isolierten Teilen der Medusen erzielte.

a) Abgeschnittene Tentakel. „Die Tentakel werden etwa 1 mm weit von ihrem Ansatzpunkte an der Glocke abgeschnitten und in Seewasser enthaltende Gefäße gebracht. Während der ersten wenigen Minuten bleiben sie gewöhnlich zusammengezogen; dann expandieren sie sich und zeigen sich sehr lebhaft und reizbar. Die Einwirkung von Gallerte oder Fleisch lösen die ‚korkzieherähnliche Reaktion' (vgl. oben p. 74) aus. Auf andere Reize reagieren sie mit der üblichen geraden Kontraktion. Es leuchtet also ein, daß der Tentakel in sich selbst alle die für diese Reaktionen notwendigen Mechanismen enthält und in der Ausführung derselben weder von der funktionellen

Tätigkeit des ganzen Organismus, noch vom Zentralnervensystem abhängig ist."

In Uebereinstimmung mit NAGELS Befunden fand er jedoch, daß der isolierte Tentakel auf bewegte Berührung (motile touch) nicht mehr mit der Spiralkrümmung (korkzieherähnlichen Reaktion) zu antworten vermag. Den Fortfall dieser eigentümlichen Reaktion führt YERKES jedoch nicht auf ihre Abhängigkeit vom Zentralnervensystem zurück, sondern auf die Schwierigkeit, den Reiz auf den isolierten Tentakel zu applizieren, und die geringe Intensität des Reizes. Diese Erklärung scheint jedoch nicht stichhaltig, weil sie zunächst mit der von ihm selbst in der früheren Mitteilung hervorgehobenen Eigenschaft dieser Reaktion im Widerspruch steht, gerade durch schwache mechanische Reize ausgelöst zu werden. Wird die Reaktion wirklich nicht durch den Nervenring vermittelt (was nicht ohne weiteres auszuschließen ist), so könnte ihr Fortfall noch von einem anderen Umstande abhängig sein, nämlich daß die Tiere, von denen die Tentakel stammten, im Augenblicke der Durchschneidung überhaupt nicht in der „Stimmung" waren, welche die Reaktion bedingt, da, wie YERKES selbst angegeben hat (vgl. oben p. 75), die Reaktion nur dann gelingt, wenn die Tiere hungrig sind.

b) Isoliertes Manubrium und isolierte, d. h. der Sinnesorgane und des Nervenringes beraubte, Glocke reagieren ebenfalls auf künstliche Reize, wie das unversehrte Tier. Jeder herausgeschnittene Teil ist immer noch durch Reize erregbar, daher ist die Reizbarkeit keine Funktion des zentralen Nervensystems.

Daß die Reizbarkeit („irritability or sensitiveness"), d. h. die Fähigkeit, auf künstliche Reize zu antworten, keine ausschließliche Eigenschaft des Nervensystems ist, ist seit langem bekannt, hat aber, wie mir scheint, keine Bedeutung für die Lehre von den Funktionen des Nervensystems.

Zudem darf bei der theoretischen Verwertung der YERKESschen Befunde an Medusen der weitere Umstand nicht vergessen werden, daß alle seine abgeschnittenen Teile niemals aus peripheren Gebilden allein, wie Muskel, Nervenfasern und Nervenenden, bestanden, wie etwa ein Froschschenkelpräparat, sondern immer zentrale und periphere Nervenelemente einschlossen. Kein Wunder also, daß auch die abgeschnittenen Teile ihre elementaren Reflexe noch zeigten, wie uns ja auch die Tatsache nicht in Erstaunen versetzt, daß ein „spinaler" Frosch, der von seinen Zentren nur die untersten noch besitzt, seine elementaren spezifischen adäquaten Reflexe aufzuweisen vermag.

Kehren wir nun zu den weiteren Schlußfolgerungen YERKES' zurück, in denen er sowohl die Spontanität wie die Koordination berücksichtigt.

3) „Die Spontanität ist nicht von dem Zentralnervensystem, sondern von dem Grade der Reizbarkeit gewisser Teile des Glockenrandes abhängig.

4) Die randlose Glocke von *Gonionema* verliert, seltene Fälle ausgenommen, die spontanen Bewegungen einfach deswegen, weil sie nur für stärkere Reize empfindlich ist.

5) Die Frequenz des Glockenrhythmus ist bei Einwirkung einer kontinuierlichen Reizung durch $\frac{n}{4}$ KCl für die ganze Glocke höher als

für irgendeinen Teil derselben. Je kleiner der Glockenteil, bis zu einem Achtel, um so langsamer der Rhythmus."

Nach Yerkes scheint es, daß die spontane Tätigkeit von *Gonionema* entweder vom Nervenring oder von den Sinnesorganen des Glockenrandes abhängt. Doch kann man auch daran denken, daß sie von beiden zusammen, nämlich von den Randkörpern als reizaufnehmenden und reizumwandelnden Apparaten (in ihrer fundamentalen Eigenschaft als Sinnesorgane) und dem Zentralnervensystem als reflexvermittelndem Organ abhängig ist. Gerade in dem Umstand, diese dritte Möglichkeit bei seinen Ausführungen nicht berücksichtigt zu haben, ist ein schwerer Einwand gegen die Annahme von Yerkes enthalten, daß an der „Spontanität" die Zentren keinen wesentlichen Anteil nehmen.

Nach Erwähnung der Versuche Romanes kommt Yerkes zu dem folgenden Schluß. „Die randlose Glocke ist empfindlich und empfänglich für starke Reize, sie ist unempfindlich für diejenigen unwahrnehmbaren Reize, von denen die spontane Tätigkeit abhängt. Mithin, wo kein Rand, da keine Spontanität. Von diesem Standpunkt aus sind die sogenannten Spontanitätszentren bloß Gegenden höherer Reizbarkeit als andere Körperteile. Spontanität ist eine Funktion der Reizbarkeit."

Bezüglich dieser Spontanitätszentren schließt er ferner, daß der Rand von *Gonionema* Zellen enthält, welche dank ihrer äußersten Empfindlichkeit die spontanen Tätigkeiten der Glocke kontrollieren.

Diese Ansicht könnte zutreffen, soweit sie sich auf die Rolle der Randkörper als Sinnesorgane bezieht, deren normale Tätigkeit die Tätigkeit der Zentren bedingt. Sie stände auch mit den an anderen mit höher entwickelten Sinnesorganen begabten Tieren beobachteten Erscheinungen sehr gut im Einklang. Denn wir wissen, daß auch bei diesen künstlich hervorgebrachte Ausschaltung der Tätigkeit der Sinnesorgane eine weitgehende Einschränkung der sogenannten spontanen Tätigkeitserscheinungen der Zentren nach sich zieht. Wir wissen auch, daß, wenn einem mit Augen versehenen Tiere dieses Sehorgan entfernt wird, sowohl der Stumpf des Sehnerven wie die Zentren für Lichtreize unerregbar werden. Daraus schließen wir aber nicht im geringsten, daß das Zustandekommen der „spontanen" Bewegungen oder der Lichtreflexe nur von den Augen und nicht von den Zentren abhängt. Vielmehr erkennen wir den ersteren die fundamentale Eigenschaft eines spezifischen Sinnesorganes zu, das für die Aufnahme und Umwandlung bestimmter Reize differenziert ist, den letzteren dagegen die fundamentale Eigenschaft, diese Erregungen weiter zu verarbeiten und eventuell in Reflexe umzuwandeln.

Bezüglich der Koordination, die auch hier nur einseitig betrachtet wird (nämlich nur im Hinblick auf das synchrone Verhalten aller Teile bei den Pulsationen), kommt Yerkes zu folgenden Schlüssen:

6) „Die Koordination ist nicht von der funktionellen Tätigkeit des Nervenringes oder irgendeines anderen besonderen Nervenzentrums, sondern von der raschen Uebertragung der Impulse abhängig, welche entweder nervös oder muskulär (wahrscheinlich letzteres) ist.

7) Alle Gewebsteile, außer der Gallerte und der Exumbrella, vermögen die Impulse zu übertragen.

8) Gewisse chemische Reize vernichten die Koordination durch Erhöhung der Reizbarkeit oder durch Herabsetzung des Uebertragungsvermögens der Gewebe."

Die Koordinationsfrage ist also nach Yerkes nur eine Frage der Erregungsleitung, was nicht wundernimmt, wenn man seine Auffassung der Koordination bedenkt. Daß zunächst im Gegensatz zu seiner Annahme die Leitung der Erregung viel mehr nervös als muskulär erfolgt, sahen wir oben. Wie er sich hier die Koordination vorstellt, ergibt sich deutlich aus dem folgenden Passus. Nach Erwähnung der Erscheinung, daß bei den rhythmischen Bewegungen alle Glockenteile zugleich sich kontrahieren, schreibt er: „Hier ist keine Unregelmäßigkeit in den Bewegungen sichtbar, kein Zeichen davon, daß eine Kontraktionswelle entlang der Glocke läuft; es scheint, als ob alle Teile in demselben Augenblicke sich kontrahieren."

Yerkes vernachlässigt also bei der Erörterung der Koordinationsfrage alle die „direktiven" Bewegungen, wie die von ihm selbst in seiner ersten Mitteilung so gut geschilderten (vgl. oben p. 74) „Freßreaktionen" u. dgl., bei denen wohl die Eigenschaft einer Koordination am ehesten zu erkennen ist.

Im Anschluß daran stellt er eine Koordinationstheorie auf, mit den folgenden vorläufigen Schlußfolgerungen: 1) Die Koordination hängt von der spezifischen Reizbarkeit und Erregungsleitung ab, nicht von der Wirkung besonderer Nervenzentren; 2) es gibt keine besonderen Koordinationszentren; 3) alle Glockenkontraktionen bestehen aus so raschen Wellen, daß sie als solche unsichtbar sind; 4) gewöhnlich erzeugt die empfindlichste Gegend des Tieres oder irgendeine von einem lokal wirkenden Reiz betroffene Gegend eine Kontraktionswelle; 5) wenn die Empfindlichkeit des Tieres so erhöht ist, daß stets mehrere Gegenden zugleich zur Kontraktion veranlaßt werden, oder wenn das Leitungsvermögen derart herabgesetzt ist, daß seine Welle verlangsamt wird, dann verschwindet die Koordination, indem entweder „Zittern" oder eine sichtbare Welle entsteht; 6) starke lokale Kontraktionen neigen dazu, sich gegenseitig zu blockieren, indem sie die allgemeine Glockenkontraktion in eine Reihe kleiner und partieller Kontraktionen, ähnlich den fibrillären Muskelzuckungen, verwandeln.

Yerkes' Auffassung der Kontraktion der Bewegungen von *Gonionema* deckt sich also mit derjenigen Romanes' (vgl. oben p. 88), indem beide unter der Koordination nur die Synchronität der Kontraktionswelle bei allen Abschnitten des Schirmes verstehen. Während aber für Romanes diese durch eine besondere Eigenschaft der Nervenzentren bedingt wird, wird sie von Yerkes nur als eine Folge der raschen Erregungsleitung und des Erregbarkeitsgrades der verschiedenen Körpergegenden betrachtet.

In seiner dritten Mitteilung scheint jedoch Yerkes wenigstens zum Teil auch auf eine Erklärung der Koordination bei den direktiven oder lokomotorischen Bewegungen der Meduse *Gonionema* hinzudeuten.

In diesen Bewegungen, sowie in denjenigen der Nahrungsaufnahme, sind gerade die wesentlichsten Merkmale der Koordination zu erkennen, nämlich die Regelung der Muskeltätigkeit der verschiedenen Schirmteile derart, daß eine Gesamtbewegung entsteht, die einem Zweck entspricht.

Yerkes erklärt nun diese Richtungsbewegungen einer den Lichtreizen ausgesetzten Meduse dadurch, daß durch die lokalisierte oder ungleiche Reizung eine ungleiche Kontraktion des Schirmes ausgelöst wird. Der am stärksten gereizte Glockenteil (schreibt er) reagiert

mittelst einer viel kräftigeren Kontraktion als die übrigen Glockenteile, sodaß eine Bewegung entsteht, welche das Tier von dem Reizort fortzuführen vermag. Er sucht, wie schon erwähnt, seine Annahme experimentell durch Applikation lokalisierter elektrischer Reize zu beweisen.

Dadurch wäre die Koordination der sogenannten Fluchtbewegungen, d. h. der Reflexbewegungen, welche auf lokale Einwirkung schädlicher Reize folgen, am einfachsten erklärbar.

Daß aber die Koordination der adäquaten, nach spezifisch wirkenden Reizen auftretenden Reizbeantwortungen, wie derjenigen der Freßreaktion, dabei völlig unerklärt bleiben, liegt auf der Hand. Wenn auch hier der der Reizquelle näher liegende Schirmabschnitt sich stärker kontrahieren würde, müßte eine Bewegung des Gesamttieres entstehen, welche es von der Nahrung entfernen würde, was keineswegs der Fall ist, wie Yerkes selbst klargelegt hat (vgl. oben p. 74). Seine Theorie über das Zustandekommen der Koordination der Bewegungen der Meduse kann also nicht als durchaus befriedigend betrachtet werden.

Zusammenfassung.

Aus den vorstehenden Ausführungen können wir also bezüglich des Zustandekommens der spontanen rhythmischen Bewegungen der Medusen schließen, daß denselben nicht bloß eine automatische Tätigkeit zugrunde liegt, wenn man unter dem Namen Automatie die Lehre versteht, daß die Impulse lediglich von inneren, d. h. den Ganglienzellen innewohnenden Bedingungen ausgelöst werden. Sie werden vielmehr vor allem reflektorisch vermittelt, obwohl auch die inneren Stoffwechselbedingungen dabei eine nicht unwesentliche Rolle spielen.

Versuchen wir die dabei sich abspielenden Vorgänge zu rekonstruieren, so ergibt sich folgendes:

Die äußeren Reize (darunter vor allem Licht nach Yerkes, oder auch Schwerkraft) werden von den dazu differenzierten Sinnesorganen des Randes aufgenommen und in Erregungen umgewandelt. Diese afferenten Erregungen, welche also wahrscheinlich kontinuierliche Vorgänge darstellen, werden den Ganglienzellen zugeführt, wo sie vielleicht in rhythmische efferente, d. h. motorische Erregungen umgewandelt (reflektiert) und zu den Muskeln zugeführt werden.

Der jeweilige Erregbarkeitszustand (das sind eben die inneren Bedingungen), der sowohl in den Sinnesorganen wie in den Erfolgsorganen, wie aber insbesondere in den zentralen Nervenelementen herrscht, bedingt seinerseits das Ausmaß, den Grad und die Zahl der Impulse.

Eine solche Erklärung trägt allen beobachteten Erscheinungen Rechnung und steht auch im Einklang mit unseren Kenntnissen im Gebiete des Nervensystems anderer Tiere. In der Tat verstehen wir dann, warum die Abtragung aller Sinnesorgane die spontanen Bewegungen einschränken bezw. aufheben muß, weil dadurch die Organe entfernt werden, denen die Aufgabe obliegt, auf die geringfügigen äußeren Reize anzusprechen und sie in Erregungen umzuwandeln, die zu den Zentren weitergeführt werden. Den Randkörpern als solchen müssen wir also nicht die Bedeutung von Spontanitätszentren, sondern die Bedeutung von Sinnesorganen zuschreiben. Bekanntlich erhält

man auch an höheren Tierformen Einschränkung, ja sogar Aufhebung der „spontanen“ Bewegungen, sobald man alle Sinnesorgane eliminiert.

Die obige Deutung versetzt den Ort der Entstehung des Rhythmus in die Zentren, allerdings nur auf Grund von indirekten Beweisen (vgl. oben p. 94 f.) und vor allem auf Grund von Analogieschlüssen, weil dies sicher bei den Zentren der höher differenzierten Tiere der Fall ist. Schwerlich dürfte der Rhythmus jedoch seinen Ursprung ausschließlich einem Refraktärstadium der zentralen Nervenelemente verdanken.

Daß den Zentren der Medusen außer der Eigenschaft, spontane rhythmische Bewegungen zu vermitteln, noch andere zentrale Eigenschaften zukommen, erscheint zweifellos. Hierher gehört vor allem die Koordination der Bewegungen sowohl bei der Synchronität und Gleichheit der Kontraktionen aller Schirmteile bei den gewöhnlichen nichtlokomotorischen Pulsationen, wie vor allem bei der Regelung des Ausmaßes und des Umfanges der Kontraktionen der verschiedenen kontraktilen Körperteile bei den lokomotorischen Richtungsbewegungen, und der komplizierteren räumlich und zeitlich wohlgeordneten Bewegungskomplexe nach adäquater Reizwirkung (wie z. B. der „feeding reaction“). Bei allen diesen Reflexen spielen ja Hemmungs- und Bahnungsvorgänge eine wesentliche Rolle, wie wir sie schon bei Betrachtung ähnlicher Erscheinungen bei Polypen und Actinien kennen gelernt haben.

B. Ctenophoren.

Morphologisches. 1. Nervensystem.

Ueber die Deutung des zum morphologischen Nachweis des Vorhandenseins von Nervenelementen bei diesen Tieren beigestellten Materials wurde vielfach gestritten. Heute noch kann die Frage nicht als völlig entschieden betrachtet werden, obwohl die meisten neueren Forscher die Existenz eines Nervensystems bei diesen Tieren anzunehmen geneigt sind, so von den Morphologen besonders Eimer (8), R. Hertwig (12), Bethe (4) und Schneider (32). Gegen eine solche äußerten sich namentlich Chun (6), Samassa (30) und Curreri (7).

Von den wenigen Physiologen, die sich mit diesen Tieren beschäftigten, leugnete M. Verworn (38) die Existenz eines Nervensystems, sowohl auf Grund der Untersuchungen Chuns wie auf Grund eigener Versuchsergebnisse. Dagegen erklärt sich W. Nagel (23) auf Grund seiner physiologischen Befunde unbedingt für die Existenz eines Nervensystems. In der Tat erscheint es schwer, alle die folgenden Ergebnisse physiologischer Versuche ohne Annahme eines Nervensystems zu erklären.

Es würde sich freilich um ein Nervensystem handeln, das demjenigen der zwei vorangehenden Tiergruppen im wesentlichen entspricht, also mit anderen Worten um einen mit den übrigen Geweben innig vermischten Nervenplexus, der vielleicht an einigen bestimmten Körpergegenden (wie z. B. an der Mundregion) eine Verdichtung seiner Elemente aufweist.

2. Endorgane.

Im allgemeinen sind diese von der gleichen Art wie in den vorangehenden Tiergruppen. Als besondere hier auftretende Bildungen sind folgende zu erwähnen.

Von den reizaufnehmenden Organen (Sinnesorganen) ist hier das früher als Otocyste, nach den grundlegenden Untersuchungen Verworns wohl als Statocyste zu bezeichnende eigentümliche Sinnesorgan besonders wegen seiner Größe her-

vorzuheben. Es befindet sich an dem dem Mundpol entgegengesetzten Pol des eirunden Körpers (*Beroë ovata*).

Von den Erfolgsorganen sind besonders zu nennen: 1) Die Epithelzellen der Rippen, welche die eigentlichen Ruderplättchen tragen, deren Wimperbewegung, wie wir noch erörtern werden, wesentlich der normalen Körperstellung und der Ortsänderung dienen. 2) Die Nesselkapselzellen, welche hier meist die Funktion der Abtötung der Beute verloren und sich vollständig in zur Anheftung dienende Klebzellen verwandelt zu haben scheinen.

a) Spontan auftretende Tätigkeitserscheinungen.

Auch diese Tiere gehören fast ausschließlich zum Nekton [1]), auch sie schwimmen fortwährend im Wasser umher. Ihre Lokomotionsbewegungen erfolgen aber nach einem ganz anderen Prinzip als diejenigen der Medusen, nämlich nach dem der Wimperbewegung, wie besonders Verworn dargetan hat. Acht Reihen von Ruderplättchen bewirken diese Bewegungen, sowie die Gleichgewichtserhaltung, die beide von dem Statolithen reguliert werden. Es ist hier nicht der Ort, auf die Art und Weise dieser Regulation näher einzugehen. Nur muß hier der Umstand erwähnt werden, daß diese nach Verworn ohne Vermittelung des Nervensystems erklärt werden kann. Sie würde einfach durch die sogenannten Aufhängefedern der Statolithenorgane, nach dem Gesetze der Wimperbewegung [2]) erfolgen, weil diese Federn das erste Glied der Wimperreihen darstellen. „Die Regulierung des Plättchenschlages (schreibt Verworn), seine Tätigkeit oder Ruhe, geschieht also durch die aktive Bewegung der Aufhängefedern des Otolithen. Die Bewegung der Aufhängefedern aber selbst wird bei den verschiedenen Lagen, die das Tier einnimmt, in gesetzmäßiger Weise beeinflußt durch den Reiz, welchen der Druck und Zug des Otolithen auf denselben ausübt.“

Dies bezieht sich aber nur auf die automatische Regulation bestimmter Bewegungen, die den Zweck haben, das Tier immer in eine der zwei Gleichgewichtslagen mit dem sogenannten Sinnespol nach abwärts oder aufwärts zurückzuführen. Es wäre dies also die Analyse und die Erklärung desjenigen Bewegungskomplexes, der dem Lagereflex der übrigen Tierformen entspricht, mit dem seltsamen Unterschied, daß hier zwei verschiedene, ja entgegengesetzte normale Lagen bestehen.

Daß die Ctenophoren jedoch bloß diese Reaktionen besitzen und derart sklavisch von ihnen abhängen, daß sie dieselben niemals modifizieren oder unterdrücken könnten, wird heute kaum jemand noch annehmen. Indessen ergibt sich schon deutlich aus den Beobachtungen Verworns, daß die Ctenophoren noch weitere Tätigkeitserscheinungen aufweisen, wie Kontraktionen der Muskelfasern. „Aber sie spielen (fügt Verworn hinzu) für die Lokomotion und die Lageveränderungen des Ctenophorenkörpers, vielleicht nur abgesehen von dem überhaupt eigentümlich differenzierten *Cestus Veneris*, fast gar keine Rolle. Diesem Zweck dient vielmehr das System der Flimmerorgane.“

1) Doch gibt es auch kleine am Boden kriechende Ctenophoren.

2) Das Gesetz lautet, „daß unter normalen Verhältnissen kein Flimmerelement eine Bewegung ausführt, ohne daß das vorhergehende eine Bewegung ausgeführt hat“ (Verworn, 37).

Außerdem geht aus VERWORNS Beobachtungen hervor, daß die zwei Gleichgewichtslagen infolge von künstlich angebrachten Reizungen geändert werden können, was sich aus dem folgenden Schlußsatz deutlich ergibt: „Die vorstehenden Beobachtungen und Versuche stellen das allgemein verbreitete Vorkommen von senkrechten Gleichgewichtslagen unter den Ctenophoren fest, eine mit aufwärts, eine mit abwärts gerichteten Mundpol. Sie zeigen ferner, daß diese Gleichgewichtseinstellungen durch aktive Bewegung der Plättchen zustande kommen, und daß nach Umdrehung des Tieres[1]) die Rückkehr in die Gleichgewichtslage ebenfalls durch aktive Regulierung der Plättchenbewegung bewirkt wird . . . Stärkere Erregungen sind häufig Veranlassung, daß die Tiere aus der einen Gleichgewichtsstellung mit aufwärts gerichtetem Mundpol in die andere mit abwärts gerichtetem Mundpol übergehen und umgekehrt . . .“

Außer den bisher betrachteten spontan auftretenden Bewegungen der Ruderplättchen können nach NAGEL auch an *Beroë* nicht seltene spontane Zuckungen des ganzen Körpers erfolgen. Er nimmt jedoch an, daß sie mit Schreckbewegungen vergleichbar seien und durch Zufälligkeiten oder unvorsichtiges Experimentieren (Erschütterung des Tisches u. dgl.) herbeigeführt werden.

b) Durch künstliche Reize hervorgerufene Tätigkeitserscheinungen.

1. Schädliche Reizwirkungen.

L o k a l i s i e r t e m e c h a n i s c h e R e i z e (Berührung mit einem Glasfaden). Nach NAGEL ist die ganze Haut des Körpers kaum reizbar. Auch der Mund und dessen mit Nervenelementen reichlich versehene Leiste reagieren sehr schwach auf mechanische Reize. Die Rippenplättchen sind gegen lokalisierte mechanische Reize dagegen sehr empfindlich. Am e m p f i n d l i c h s t e n ist jedoch das aborale Ende (Polplatten FOLS und noch mehr das Statolithenorgan), welches dann plötzlich in den Körper zurückgezogen wird. Dies würde bedeuten, daß hier wirklich ein Sinnesorgan vorhanden ist, das feinste mechanische Reizbarkeit besitzt.

Auf a l l g e m e i n e m e c h a n i s c h e R e i z e (Erschütterungen der Umgebung) reagiert auch *Beroë* sehr leicht, was schon EIMER bemerkt hatte.

C h e m i s c h e R e i z e. Von NAGEL wurden sowohl ätzend wirkende (Pikrinsäure und Salzsäure) wie nicht ätzend wirkende Stoffe (Chinin-, Strychnin- und Kokainsalze, stark verdünnte Pikrinsäure, sowie andere Säuren, Rohrzucker, Saccharin, Kumarin, Vanillin und Naphthalin) angewendet, indem er die in Seewasser gelösten Stoffe durch spitzige Glaspipetten auf die zu reizende Hautstelle applizierte. Dabei mußte vor allem vermieden werden, daß der Stoß der bewegten Flüssigkeit oder gar direkte Berührung mit der Pipette das Tier in nicht beabsichtigter Weise erregte. Die Folge eines solchen derberen mechanischen Reizes ist fast stets ein plötzliches Zusammenkrümmen des Tieres; dies wiederholt sich zuweilen mehrmals.

Er fand nun, daß die ganze Haut der *Beroë* für gewisse chemische Reize, welche keine Aetzwirkung auf das Epithel ausüben und keine sichtbare Veränderung in der Haut zurücklassen, empfindlich ist.

1) D. h. des sogenannten Sinnespols.

Eine sehr starke Steigerung dieser Empfindlichkeit beobachtet man an dem bandförmigen Sinnesorgan etwas innerhalb des Mundrandes.

Die dadurch erzielten Reaktionen sind, wie immer bei den Wirkungen dieser Reizart, einfacher Natur. Die ätzenden Stoffe erzeugen zunächst Runzelung und Krümmung der betreffenden Hautstelle. Darauf folgen heftige, rasche Krümmungen und Windungen des ganzen Körpers, durch welche das Tier den Reizstoff im Wasser verteilt. Ein Tropfen nicht ätzender Lösung veranlaßt Zusammenziehungen ähnlicher Art, nur weniger heftig. Im Laufe von 1 bis 2 Minuten verschwindet jedoch die Zusammenziehung wie überhaupt die ganze Erregung spurlos. Chinin wirkt am stärksten.

Auch begrenzte thermische Reizungen (durch Ausfließenlassen von warmem Wasser aus einer Pipette) wirken ebenso wie die chemischen Reizungen, indem auch hier dieselben Hautgegenden wie dort besonders reizbar sind. Auf Grund der Uebereinstimmung der Wirkung chemischer und thermischer Reize stellte Nagel seine Theorie der Wechselsinnesorgane auf, auf die wir noch zurückkommen werden.

„Die Möglichkeit, daß sowohl chemischer wie thermischer Reiz das Epithel durchdringen und die kontraktile Substanz selbst direkt erregen könnte, bezw. hierauf die ganze Reaktion beruhte, wird dadurch abgewiesen, daß ein solches Durchdringen durch das Epithel auch von der Magenhöhle aus erfolgen müßte, wenn man den Reizstoff in den Magen einfließen läßt. Das geschieht aber nicht. Deshalb müssen Empfindungsorgane angenommen werden.“

2. Nützliche Reizwirkungen.

Ueber die Wirkung von chemischen oder mechanischen Reizen, welche die komplizierten koordinierten Bewegungen der Nahrungsaufnahme auslösen, besitzen wir keine ausführliche Untersuchung. Es ist aber, dem Verhalten der übrigen oben besprochenen Cölenteraten entsprechend, kaum zu bezweifeln, daß auch die Ctenophoren, daraufhin untersucht, ähnliche Erscheinungen darbieten würden, namentlich wenn sie zuerst eine Zeitlang gehungert haben.

Daß indessen die koordinierten Bewegungen des Nahrungserwerbes nicht von dem oben erwähnten Sinnesorgan abhängen, geht aus folgenden Beobachtungen Verworns deutlich hervor. Die operierten Tiere, d. h. die Tiere, denen das Sinnesorgan entfernt worden war, ebenso wie die unverletzten nahmen Nahrung zu sich und verdauten dieselbe in der gewöhnlichen Weise. „Sie entwickelten sogar häufig großen Appetit. Die Gefräßigkeit, die gerade *Beroë* unter den Ctenophoren besonders auszeichnet, bestand an den operierten Tieren in ungeschwächtem Grade fort. Eine kleine operierte *Beroë* fraß eine dreimal größere *Eucharis* an und hatte, als ich sie bemerkte, schon den einen Lappen vollständig verschlungen. Eine andere operierte *Beroë* verschluckte mit einem Ruck eine etwas kleinere *Beroë*, behielt sie im Magen, wodurch der Körper tonnenförmig aufgetrieben wurde, und schnürte den Mund sphinkterenartig zusammen.“

Auch über andere zweckmäßige Reizbeantwortungen liegen keine Angaben vor.

c) Analyse der erwähnten Tätigkeitserscheinungen.

Wir haben gesehen, daß die Medusen sofort ihre spontanen Bewegungen dauernd oder wenigstens für längere Zeit verlieren, sobald man ihnen ihre Sinnesorgane raubt. Hier scheint dagegen dies nicht der Fall zu sein.

Verworn, der die Entfernung des Sinnesorgans entweder durch Aussaugen mit einer Pipette oder durch Ausbrennen mit einem geglühten Drahte vornahm, schreibt z. B. von *Eucharis* (bei der er die erstere Methode verwendete) folgendes:

„Zunächst befanden sich die Tiere infolge der Operation in einem Erregungsstadium. Die Rippen waren retrahiert und die Plättchen schlugen nicht. Dagegen erfolgten häufig ruckweise Kontraktionen des Körpers. Nach einiger Zeit begannen die Plättchen auf einigen Rippen wieder zu schlagen, aber niemals mehr auf den beiden Rippen desselben Quadranten gleich rhythmisch . . . Der lokomotorische Effekt dieses Verhaltens war der, daß die Tiere zunächst in horizontaler Lage teils am Boden lagen, teils an der Oberfläche schwammen, dann unregelmäßige Drehungen machten und später von Zeit zu Zeit in unregelmäßigen Schwimmbahnen unter den verschiedensten Achseneinstellungen durch das Wasser kreuzten . . ."

Von *Beroë ovata*, an der die meisten Versuche durch Ausbrennen des Sinnespols angestellt wurden, schreibt er Aehnliches. „Die so operierten Tiere kontrahierten sich sofort und stellten ihre Plättchenbewegung ein. Je nach ihrem spezifischen Gewicht sanken sie dabei entweder zu Boden mit senkrecht abwärts gerichtetem Mundpol oder blieben an der Oberfläche liegen, in beiden Fällen stets horizontal und unter fortwährenden Zuckungen des Körpers. Nach einiger Zeit ließen die Zuckungen wieder nach, und an einigen der Rippen traten vorübergehende Schlagwellen auf. Nach und nach wurden die Wellen häufiger. Einige Rippen gingen bereits zu rhythmischem Schlagen der Plättchen über, andere aber standen noch ganz still . . . . Bald waren alle Rippen in rhythmischer Tätigkeit, aber so, daß jede von den anderen unabhängig war, ihren eigenen Rhythmus hatte, oft lange Ruhepausen eintreten ließ, dann bald in schnellem, bald in langsamem Tempo, bald wieder ganz ohne Rhythmus schlug, kurz, gar keine Regel in ihrer Tätigkeit erkennen ließ. Der lokomotorische Effekt dieser unregelmäßigen Plättchentätigkeit war der, daß die Tiere ab und zu ihre horizontale Ruhelage verlieren und in unregelmäßigen Kurven durch das Wasser schwammen, ähnlich wie die unverletzten *Beroës*, wenn sie spontan ihre Gleichgewichtsstellungen am Boden oder an der Oberfläche verlassen, um nach allen Richtungen hin im Wasser zu kreuzen. Aber die Schwimmbewegung der operierten *Beroës* war häufig etwas unregelmäßiger, in ihren Richtungen noch wechselnder und schwankender als die der unverletzten Individuen, ein Unterschied, der freilich nur bei sehr genauer Vergleichung bemerkbar wird."

Sehen wir also von dem ersten kurzen Stadium nach der Operation ab, in dem die spontanen Bewegungen der Plättchen gänzlich aufhören, so wird durch die Entfernung dieser Organe die spontane Tätigkeit der Plättchen zwar in ihrem Ablauf beeinflußt, jedoch nicht aufgehoben.

Im wesentlichen dasselbe ergab sich übrigens auch aus den früheren Teilungsversuchen Eimers, dessen Ergebnisse später auch von Verworn (l. c.) bestätigt wurden. Eimer (8) fand in seinem ersten Versuche, in dem er den ganzen Körper von *Beroë* durch zwei zur Längsachse des Tieres senkrechte Schnitte in drei etwa gleiche Teile zergliederte, daß die Plättchen nicht nur in dem noch mit dem Sinnesorgan verbundenen, sondern früher oder später in allen drei Teilstücken wieder begannen zu schlagen. „Immer hörte die Bewegung der Ruderplättchen nach der Durchschneidung einen Augenblick oder minutenlang, zuweilen selbst während einiger Stunden in den Teilstücken des Tieres auf, ohne Ausnahme aber trat sie wieder ein und zwar immer zuerst in dem den aboralen Pol tragenden Stücke und erst später in den übrigen.“

Wir sehen also hier anscheinend ein ganz anderes Verhalten als bei den Medusen, bei denen (namentlich den Hydromedusen) Entfernung der Sinnesorgane Sistierung der spontanen Bewegungen zur Folge hat. Indessen darf man auch hier dem Sinnesorgan nicht jede Bedeutung in dieser Hinsicht absprechen, denn wir haben gesehen, daß sich die Abwesenheit des Organs mitunter in langen Ruhepausen oder in verspäteter Wiederherstellung der spontanen Bewegungen der Plättchen äußert.

Bezüglich einer anderen Erscheinung dagegen, nämlich der Leitung der Erregungswellen durch alle Körpergewebe scheint nach den erwähnten Versuchen Eimers volle Uebereinstimmung mit den Medusen zu bestehen. „An einer *Beroë* (schreibt er) durchtrennte ich eine der Schwimmplättchenreihen samt ihrer Unterlage, indem ich etwa 2 cm unterhalb des Afterpols . . . . in den Körper des Tieres mit der Schere einschnitt. Die Bewegung der Ruderplättchen hörte einen Augenblick am ganzen Tiere auf. Dann trat dieselbe zuerst wieder an den unverletzten Schwingplättchenreihen ein, darauf im oberen Abschnitte der durchschnittenen Reihe und zuletzt in deren unterem Abschnitte.“ Nachdem sie überall wiederhergestellt war, ließ sich erkennen, daß sie in beiden Bezirken, oberhalb und unterhalb des Schnittes der operierten Reihe unabhängig stattfand.“ Später trat aber die Abhängigkeit wieder auf.[1]

Wenn auch aus diesen Beobachtungen kein zwingender Beweis für die Existenz und das funktionelle Eingreifen eines Nervensystems bei diesen Tieren abgeleitet werden kann, so sprechen doch neuere Untersuchungen sehr zugunsten einer solchen Annahme, die ja auch durch die Analogie mit dem Verhalten der übrigen Cölenteraten, über deren nervöse Funktionen kein Zweifel bestehen kann, wesentlich gestützt wird.

So kommt G. H. Parker (26), der an *Mnemiopsis Leydii* und *Pleurobrachia rhododactyla* über das Zustandekommen der Bewegungen der Schwimmplättchen Versuche anstellte, zu dem Schluß, daß der Impuls, welcher die metachronische, wellenförmige Folge der Plättchenbewegungen herbeiführt, von tief gelegenen nervenähnlichen Gebilden geleitet wird. Die wichtigsten seiner Versuchsergebnisse und deren Deutung sei kurz wiedergegeben:

Verlust eines Plättchens in einer Reihe verhindert die Fortpflanzung einer Welle selbst an *Mnemiopsis* nicht, bei der die Plättchen nicht immer zu kontinuierlichen Reihen angeordnet sind. Werden die Plättchen

eines Teiles einer Reihe bei *Mnemiopsis* daran behindert, sich zu bewegen, so kann trotzdem die Erregungswelle zur Plättchenbewegung noch fortgeleitet werden. Abkühlung eines Teiles einer Plättchenreihe durch kaltes Wasser auf 5° C hebt die Plättchenbewegung auf, unterbricht jedoch nicht die Erregungsleitung. Ausstreckung eines Teiles der Plättchenreihe bewirkt örtliche Aufhebung der Bewegungsfähigkeit, unterbricht jedoch nicht die Erregungsleitung. Der Metachronismus der Plättchenbewegung der Ctenophoren kann somit nicht als Folge eines mechanischen Einflusses des einen Plättchens auf das benachbarte gedeutet werden. Die festgestellten Tatsachen zwingen vielmehr zu der Annahme einer tief gelegenen Leitungsbahn von Zelle zu Zelle, ähnlich wie es beim Nerven der Fall ist. Diese nervenähnliche Leitung wird vermutlich durch mechanische Leitung unterstützt, welche indessen allein nicht imstande ist, eine normale Erregungswelle fortzuleiten.

Auch V. Bauer (2) kommt auf Grund seiner kürzlich veröffentlichten Untersuchungen an *Beroë ovata* und *Forskålii* zu dem Schluß, daß bei diesen Tieren ein Nervensystem vorhanden und tätig ist.

Die Ruderplättchen der Ctenophoren stehen nach ihm unter dem regulierenden Einfluß des Nervensystems. Dieser Einfluß kann in einer Hemmung oder Beschleunigung bestehen. Schwache mechanische Reize (z. B. Berührung mit einem Stäbchen in der Umgebung der Mundöffnung) haben Hemmung des Plättchenschlages zur Folge. Starke mechanische Reize (z. B. Stechen, Schneiden an derselben Stelle) rufen Beschleunigung hervor. Der Sinnespol ist für diese Reflexe ohne Bedeutung.

Wird die Erregbarkeit (z. B. durch Abkühlung) gesteigert, so kann ein Reiz, welcher normalerweise schwach wirkt und demgemäß Hemmung zur Folge hat, den starken Effekt, Beschleunigung der Plättchen, hervorrufen. Ebenso kann wiederholte schwache Reizung durch Summation den Effekt starker Reizung haben.

Die von Verworn zuerst beobachtete doppelte Art der senkrechten Gleichgewichtsstellung der Beroiden (entweder mit dem Mundpol nach oben und dem Sinnespol nach unten oder umgekehrt) kommt dadurch zustande, daß bei der Störung der Gleichgewichtslage die Flimmerplättchen der gereizten (oberen) Körperseiten das eine Mal gehemmt, das andere Mal erregt werden. Der letztere Modus tritt, entsprechend dem bei mechanischer Reizung gefundenen Erregungsgesetz, dann ein, wenn durch äußere Einflüsse die Erregbarkeit des Tieres gesteigert ist.

Die Gleichgewichtsstellung mit nach unten gekehrtem Mundpol ist daher keine Ruhelage, sondern die in der Erregung eingenommene Körperhaltung. Im freien Meer wird das Tier bei dieser Einstellung durch den raschen Plättchenschlag senkrecht in die Tiefe geführt. Biologisch ist die Bewegung als Schutzreflex gegen Wellenschlag und zu intensives Sonnenlicht aufzufassen.

Die Gleichgewichtsstellung mit nach oben gekehrter Mundöffnung und ruhendem Plättchenschlag dagegen ist eine Ruhestellung, welche wahrscheinlich mit der Ernährungsweise der Tiere (Auffangen des absinkenden Nahrungsregens) in Zusammenhang steht.

Literatur.

Cölenteraten.

1. **Baglioni, S.**, *Ueber das Sauerstoffbedürfnis des Zentralnervensystems bei Seetieren. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 5 (1905), p. 415—434.*
2. **Bauer, V.**, *Ueber die anscheinend nervöse Regulierung der Flimmerbewegung bei den Rippenquallen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 10 (1910), p. 231.*
3. **Bethe, A.**, *Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, Leipzig 1903.*
4. — *Der subepitheliale Nervenplexus der Ctenophoren. Biol. Ctbl., Bd. 15 (1895).*
5. **Brunelli, G.**, *Osservazioni ed esperienze sulla simbiosi dei paguridi e delle attinie. Rend. R. Acc. d. Lincei, Vol. 19 (1910), p. 77—82.*
6. **Chun, C.**, *Die Ctenophoren des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora d. Golf. Neapel, 1880.*
7. **Curreri, G.**, *Osservazioni sulla struttura dell' ectoderma dei Ctenofori. Bull. Soc. Zool. Ital., Anno 10, Vol. 2 (1901).*
8. **Eimer, Th.**, *Versuche über künstliche Teilbarkeit von Beroë ovatus. Angestellt zum Zweck der Kontrolle seiner morphologischen Befunde über das Nervensystem dieses Tieres. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 17, 1880.*
9. — *Die Medusen physiologisch und morphologisch auf ihr Nervensystem untersucht, Tübingen 1878.*
10. — *Zoologische Studien auf Capri. 1. Beroë ovatus, Würzburg 1875.*
11. **v. Heider**, *Cerianthus membranaceus Haime, ein Beitrag zur Anatomie der Actinien. Sitz.-ber. d. K. Akad. d. Wiss., I. Abt., Bd. 79 (1879). (zitiert nach M. Wolff).*
12. **Hertwig, R.**, *Ueber den Bau der Ctenophoren. Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 14 (1880).*
13. — *Lehrbuch der Zoologie, 7. Aufl., Jena, 1905, p. 227.*
14. — **O. u. R.**, *Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Monographisch dargestellt, Leipzig 1878.*
15. **Jennings, H. S.**, *Modifiability in behavior. I. Behavior of Sea Anemones. The Journ. of exper. Zool., Vol. 2 (1905), p. 449—472, sowie auch: Das Verhalten der niederen Organismen, Leipzig und Berlin 1910.*
16. **Jordan, H.**, *Ueber reflexarme Tiere. II. Stadium ohne regulierende Zentren: die Physiologie des Nervenmuskelsystems von Actinoloba dianthus Ellis (Fuß, Mauerblatt, Septen, Nervennetz der Mundscheibe). Nebst einigen Versuchen an Fusus antiquus. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 8 (1908), p. 222.*
17. **Loeb, J.**, *Zur Physiologie und Psychologie der Actinien. Pflügers Arch., Bd. 59 (1895), p. 415—420.*
18. — *Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie: mit besonderer Berücksichtigung der wirbellosen Tiere, Leipzig 1899.*
19. — *On the different effect of ions upon myogenic and neurogenic rhythmical contractions and upon embryonic and muscular tissue. The Amer. Journ., Vol. 3 (1900), p. 383.*
20. **Maas, O.**, *Reizversuche an Süßwassermedusen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 7, 1908, p. 1.*
21. **Marshall, W.**, *Ueber einige Lebenserscheinungen und eine neue Form von Hydra viridis. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 37 (1882), p. 664.*
22. **Nagel, W.**, *Der Geschmackssinn der Actinien. Zool. Anz., 1892, p. 334—338.*
23. — *Versuche zur Sinnesphysiologie von Beroë ovata und Carmarina hastata. Pflügers Arch., Bd. 54 (1893), p. 165.*
24. — *Experimentelle sinnesphysiologische Untersuchungen an Cölenteraten. Ebenda, Bd. 57 (1894), p. 495—552.*
25. **Parker, G. H.**, *The reactions of Metridium to food and other substances. Bull. Mus. Harvard-Coll., Vol. 29 (1896), p. 107.*
26. — *The movements of the swimming-plates in Ctenophores, with reference to the theories of ciliary metachronism. The Journ. of exper. Zool., Vol. 2 (1905), p. 407—425.*
27. — *The Reactions of Sponges, with a consideration of the origin of the nervous System. Ebenda, Vol. 8 (1910), p. 1—41.*
28. **Pollock, W. H.**, *On indications of the sense of smell in Actiniae. Journ. Linnean Soc. London, Zoology, Vol. 16 (1882).*
29. **Romanes, G. J.**, *veröffentlichte seine Untersuchungen zunächst in einer Reihe von vereinzelten Mitteilungen in: Nature, Vol. 11 (1874—1875); dann in: Philos. Transact. Roy. Soc., Vol. 166 (1876) und Vol. 167 (1877); dann in seinem zusammenfassenden Buch: Jelly-Fish, Star-Fish and Sea-Urchins, being a research on primitive nervous systems, London 1885.*

30. **Samassa, P.**, *Zur Histologie der Ctenophoren. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 40 (1892).*
31. **Sanzo, L.**, *Su di un processo d' inibizione nei movimenti ritmici delle meduse. Riv. di Biol. gen., Anno 5, Vol. 3 (1903).*
32. **Schneider, K. C.**, *Histologisches Praktikum, Jena 1909.*
33. **Terry, O. P.**, *The production by hydrogen peroxide of rhythmical contractions in the marginless bell of Gonionemus. The Amer. Journ. of Physiol., Vol. 24 (1909), p. 117.*
34. **Torrey, H. B.**, *On the habits and reactions of Sagartia Davisi. Biol. Bull., Vol. 6 (1904), p. 203—216.*
35. **Trembley, A.**, *Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de Polypes d'eau douce à bras en forme de cornes, Leyde 1744.*
36. **v. Uexküll, J.**, *Die Schwimmbewegungen von Rhizostoma pulmo. Mitteil. aus d. zool. Station zu Neapel, Bd. 14 (1901), p. 620—626.*
37. **Verworn, M.**, *Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 48 (1890).*
38. — *Gleichgewicht und Otolithenorgan. Ebenda, Bd. 50 (1891), p. 423—472.*
39. **Wagner, G.**, *On some movements and reactions of Hydra. Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. 48 (1905), p. 585—622.*
40. **Wolff, M.**, *Das Nervensystem der polypoiden Hydrozoa und Scyphozoa. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 3 (1903), p. 191—281.*
41. **Yerkes, R. M.**, *A contribution to the physiology of the nervous system of the Medusa Gonionema Murbachi. Part I. The sensory reactions of Gonionema. The Amer. Journ. of Physiol., Vol. 6 (1902), p. 434. — Part II. The physiology of the central nervous system. Ebenda, Vol. 7 (1902), p. 181—198.*
42. — *A study of the reactions and reaction time of the Medusa Gonionema Murbachi to photic stimuli. Ebenda, Vol. 9 (1903), p. 279.*
43. **Zoja, R.**, *Alcune ricerche morfologiche e fisiologiche sull' Hydra. Boll. scientif., No. 3 u. 4, Anno 12, Pavia (1890), referiert in Arch. ital. de Biol., T. 15 (1891) p. 125—128.*

III. Würmer.

Die unterscheidenden Merkmale dieses Tierstammes gegenüber den Cölenteraten sind nach R. Hertwig etwa folgende: 1) Bilateralität des Körpers; 2) hoher Grad organologischer Differenzierung. Gegenüber den übrigen bilateralen Tieren dürfte der Hautmuskelschlauch als wichtigstes Unterscheidungsmerkmal gelten. Die meisten Würmer sind Wasserbewohner.

Ueber das Nervensystem der Würmer liegen weniger zahlreiche physiologische Untersuchungen vor als über die Cölenteraten; sie wurden fast ausschließlich an den folgenden Arten angestellt: Planarien, Sipunculus, Regenwurm, Blutegel und einigen Tunicaten.

Morphologisches. 1. Nervensystem.

Bei den Würmern lassen sich Nervenelemente nachweisen, die sowohl als Plexus, mit den übrigen Geweben innig vermischt, wie auch als selbständige und differenzierte Gebilde (Bauchstrang und Kopfganglien) auftreten. Es lassen sich hier ferner mitunter die aus Ganglienzellen und Nervenfasern bestehenden Zentren von den peripheren nur Nervenfasern enthaltenden Nervensträngen sondern.

Von den diesbezüglichen anatomischen Abhandlungen sei hier diejenige Goldschmidts (13) besonders erwähnt, dem es gelang, die sämtlichen Bestandteile des Nervensystems von *Ascaris*, Ganglienzellen wie Nervenfasern, einzeln zu beschreiben und abzubilden.

2. Endorgane.

Erfolgsorgane. Muskeln. Diese setzen sich aus lauter glatten Muskelfasern zusammen und treten hauptsächlich in dem Hautmuskelschlauch auf. Man versteht unter Hautmuskelschlauch die innige Vereinigung der Haut des Körpers mit der darunter gelegenen Muskulatur. Die Haut ist ein einschichtiges Epithel, welches bald Flimmern, bald verstellbare Borsten trägt, bald eine dicke Cuticula als Schutzorgan ausscheidet. Das Epithel sitzt auf einer strukturlosen Stützlamelle oder einer zellenhaltigen Bindegewebsschicht auf, mit welcher die nach der Tiefe zu folgenden Muskelfasern so innig verbunden sind, daß sie ihre Angriffspunkte an ihr finden. In der Muskelschicht sind stets longitudinale Fasern vorhanden; häufig treten zu denselben zirkuläre Fasern, bei parenchymatösen Würmern außerdem diagonal und gekreuzt verlaufende Fasern und isolierte, dorsoventral angeordnete Muskeln (R. Hertwig).

Außer in dem Hautmuskelschlauch treten Muskeln auch in den Saugnäpfen (Blutegel) und um die erwähnten verstellbaren Borsten (Regenwurm) herum auf.

Auch die Wände des Darmes enthalten natürlich Muskeln. Das Verdauungsrohr wurde bisher übrigens fast gar nicht physiologisch erforscht.

Hautdrüsen. Namentlich die am Lande lebenden Würmer (Regenwurm) besitzen schleimsezernierende Hautdrüsen, die anscheinend dazu dienen, die Oberfläche ihres Körpers stets schlüpfrig zu erhalten.

Reizaufnehmende Organe. Diese sind sehr variabel und wenig erforscht. Am verbreitetsten sind einfache Augen und Tastorgane, seltener Hörbläschen, Geruchsorgan etc. (R. Hertwig).

A. Planarien.

Ihr Nervensystem besteht aus einem einzigen am Vorderende des Tieres gelegenen Ganglienpaare, von dem aus zwei lange Seitennerven den Körper entlang nach hinten ziehen. Diese Nervenstämme enthalten jedoch nicht nur Nervenfasern, sondern einen oberflächlichen Belag von Ganglienzellen, welche an den Abgangsstellen von Nervenästen ganglienähnliche Anschwellungen veranlassen können (Lang).

Meist sind sie benthonische Wassertiere, sowohl des Meeres wie des Süßwassers.

Untersucht wurden von den marinen Planarien *Thysanozoon Brochii* und *Planaria neapolitana* (*Stylochus pilidium*), und von den Süßwasserplanarien *Planaria torva, Pl. maculata.* Letztere ist die häufigste Form Nordamerikas. Die über dieselbe vorliegenden physiologischen Kenntnisse werden von Ch. R. Bardeen (2, 3) zusammengefaßt.

a) Spontan auftretende Tätigkeitserscheinungen.

Ortsänderung.

Die der Lokomotion dienenden Bewegungen sind meist langsame Kriechbewegungen auf der Bauchseite. Sie können aber auch Schwimmbewegungen im Wasser ausführen, wobei die größeren Formen undulierende Bewegungen des Körpers machen, während den kleineren der Ruderschlag der Wimpern genügt, mit denen die Oberfläche ihres Körpers dicht bekleidet ist.

b) Durch künstliche Reize hervorgerufene Tätigkeitserscheinungen.

1) Umdrehungsreflex. Wird das Tier umgedreht, derart, daß seine Rückenseite in Berührung mit dem Boden des Aquariums kommt, so dreht sich das Tier in die Bauchlage zurück (Loeb, 22).

2) Die Tiere reagieren ferner nicht nur auf alle schädlichen Reize, sondern auch auf Lichtreize. Die Reaktion auf Licht, die übrigens nicht allein von ihren „Augen" abhängig zu sein scheint (LOEB, 22, 23, PARKER und BURNETT, 26), besteht hauptsächlich in Vermeidung der stärker belichteten Stellen und dementsprechend im Aufsuchen der dunkleren Gegenden (vgl. auch WALTER, 34). Das Licht übt also eine direktive Wirkung auf die Lokomotionsbewegungen aus.

3) Nach den Untersuchungen BARDEENS vermag *Pl. maculata* das Futter (Schneckenfleisch) auf Entfernung (1—2 cm) wahrzunehmen. Die dabei spezifisch wirkenden Reize dürften wohl in Analogie mit den oben erwähnten Versuchsergebnissen an Cölenteraten chemischer Natur sein und nicht mechanischer, wie doch BARDEEN anzunehmen geneigt ist.

c) Zur Analyse der nervösen Leistungen ausgeführte Untersuchungen.

Sie beschränken sich hauptsächlich auf die Feststellung der in den erwähnten Reaktionen auftretenden Aenderungen, die auf Durchschneidung des das Ganglienpaar tragenden Vorderendes (Kopfes) folgen.

Am *Thysanozoon* fand LOEB, daß nach dieser Operation der Vorderteil weiter spontane Lokomotionsbewegungen ausführt, während der Hinterteil diese Fähigkeit verloren hat. Anders verhalten sich jedoch *Pl. torva* (LOEB) und *Pl. neapolitana* (STEINER, 30), indem sowohl das orale wie das (nicht zu klein abgeschnittene) aborale Stück spontane Ortsänderungen (beide Stücke stets kopfwärts) auszuführen vermögen.

Der Umdrehreflex findet ebenso regelmäßig an beiden Stücken statt.

Diese Ergebnisse finden ihre Erklärung in der naheliegenden Annahme, daß sowohl die zentralen Nervenelemente der Kopfganglien wie diejenigen der Seitennerven imstande sind, oben genannte Reflexakte zu bewirken.

BARDEEN fand jedoch, daß die von ihm an *Pl. maculata* nachgewiesene Fähigkeit, das Futter von weitem zu erkennen, verloren geht, wenn das Vorderende des Körpers in der Höhe der Augen abgetragen wird. Dabei bleibt der einfache Verschlingreflex erhalten.

B. Anneliden.

I. Chätopoden und Hirudineen.

Bei diesen Tieren tritt zum ersten Male das der großen Mehrzahl der Wirbellosen zukommende Nervensystem auf. Bekanntlich besteht dieses 1) aus einer Reihe segmental angeordneter, miteinander verbundener Ganglienpaare, deren Gesamtheit wegen ihrer Stellung im Tierkörper als Bauchstrang bezeichnet wird, und 2) aus dem dem Bauchstrang sich anschließenden Nervenring, der, im Kopf gelegen, den Schlund umkreist. Sowohl Bauchstrang wie Nervenring setzen sich aus Ganglienzellen und Nervenfasern zusammen. Es können an verschiedenen Gegenden des Bauchstranges und des Nervenringes gangliöse Anschwellungen vorkommen, von denen hier das Ober- und das Unterschlundganglion besonders zu erwähnen sind.

Die morphologische Struktur des Nervensystems, namentlich des Regenwurms und des Blutegels, wurde von ausgezeichneten Histologen eingehend untersucht (vgl. z. B. G. Retzius, 28).

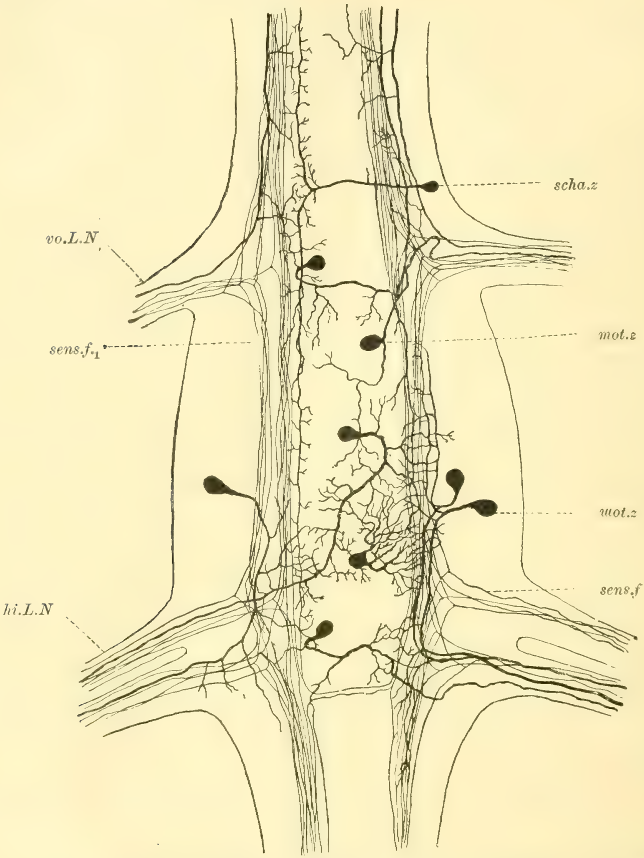


Fig. 11. *Lumbricus sp.*, Bauchmarksganglion, mit der Golgi-Methode behandelt. *mot.z* motorische Zellen, *scha.z* Schaltzelle, *sens.f* sensible Faser, *sens.f*$_1$ desgl., nach der T-förmigen Teilung, *vo* und *hi.L.N* vordere und hintere Lateralnerven. Nach G. Retzius aus K. C. Schneider.

Physiologisch untersucht wurde das Nervensystem der Bandanneliden: des Regenwurmes, der amerikanischen *Allobophora foetida*, der marinen Annelide *Nereis* und dann des Süßwasserringelwurmes: des Blutegels.

Verhältnismäßig zahlreiche Untersuchungen sind über das Nervensystem des Regenwurmes (*Lumbricus terrestris*) ausgeführt worden, wohl wegen der leichten Beschaffung und Handhabung des Materials. Während in Europa der ge-

wöhnliche Regenwurm das Versuchsobjekt bildete, wurde in Nordamerika die Mehrzahl der Untersuchungen an einem analogen Polychäten angestellt, der den Namen *Allobophora* (*Lumbricus*) *foetida* trägt und im Dünger lebt.

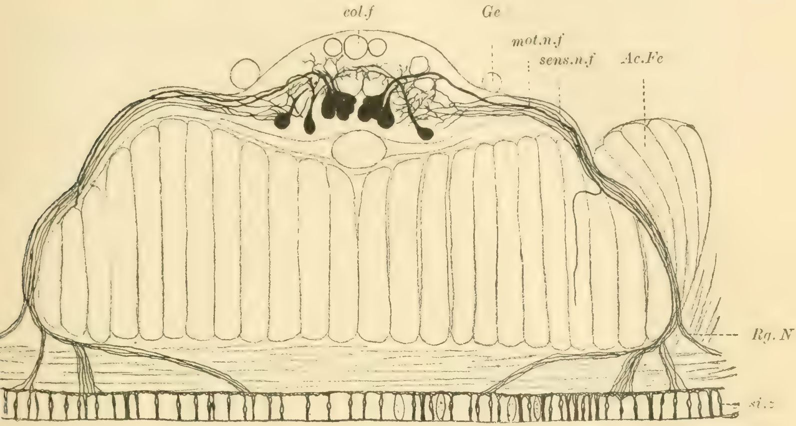


Fig. 12. *Lumbricus sp.*, ventrales Ektosoma, mit Silber imprägniert, nach G. RETZIUS aus K. C. SCHNEIDER. *si.z* Sinneszellen und zugehörige sensible Fasern (*sens.n.f*), *Rg.N* Ringnerv, *mot.n.f* motorische Nervenfaser, *Ge* Gefäß, *col.f* sensorische Kolossalfaser, *Ac.Fe* accessorisches Längsmuskelfeld.

a) Spontan auftretende und durch künstliche Reize hervorgerufene Tätigkeitserscheinungen.

Den Mechanismus der Lokomotionsbewegungen des Regenwurmes werden wir unten bei Erwähnung der Untersuchungen FRIEDLÄNDERS und BIEDERMANNS näher kennen lernen. Hier seien nur einige Beobachtungen erwähnt, die an unversehrten Tieren unter Anwendung verschiedenartiger Reize angestellt wurden.

Chemische Reize. Am *Lumbricus foetidus* machte LOEB (22) folgende Beobachtung: Dieser Wurm lebt in der faulen Spreu und dem Dünger von Ställen. Es ließ sich nun feststellen, „daß, wenn in einem Kasten die Hälfte des Bodens mit weißem feuchten Fließpapier und die andere Hälfte mit einer dünnen Lage von faulem Stroh bedeckt war, die normalen Würmer, die auf das Fließpapier gelegt waren, alsbald sich alle auf dem Dünger sammelten ... sobald sie bei ihren Progressivbewegungen in Berührung mit dem Dünger kamen, krochen sie auf denselben, und wenn sie einmal auf ihm waren, verließen sie ihn nicht mehr". (So verhielten sich auch solche Würmer, welche die Kopfganglien nicht mehr besaßen, d. h. also abgeschnittene Hinterstücke).

Eine ähnliche Beobachtung machte dann BIEDERMANN (5) am Regenwurm. Er sah, „daß sich Regenwürmer zwar immer rasch in feuchte Erde, nicht aber in mit Wasser reichlich benetzten Sand (Streusand, Seesand) einbohren. Bringt man dagegen einen Wurm in ein mit nassem Sand gefülltes Gefäß, auf dessen Oberfläche nur an einer ein-

zigen Stelle ein kleiner Erdklumpen liegt, so verläßt ihn das Tier nicht wieder, sobald es ihn einmal erreicht hat. Es scheint daher, daß eher chemische als mechanische Einflüsse (Reize) als veranlassende Ursache des Einbohrens in Betracht kommen".

Licht und andere Reize. Das Licht wirkt nach den vorliegenden Angaben als Reiz auf sämtliche Anneliden. Die dabei tätigen Aufnahmeorgane sollen im Kopfsegmente gelegen sein. Wird z. B. ein normaler Regenwurm, der mit seinem Vorderende aus dem Erdboden hervortritt, von einem plötzlichen Lichtreiz (ein plötzlicher mechanischer Reiz wirkt ebenso) getroffen, so zieht sich das Tier mit einer raschen Zuckung in seine Röhre zurück (Biedermann).

An marinen tubicolen Anneliden (*Hydroides dianthus*, *Potamilla oculifera*, *Sabella microphthalmia*) stellte C. W. Hargitt (15) folgendes fest: Fällt plötzlich ein Schatten auf die ausgestreckten Tiere, so retrahieren sie sich sofort in ihre Röhren. Bei dauernder Beschattung strecken sie sich wieder. Er fand, daß eine Lichtzunahme keine Reaktion auslöst, während eine plötzliche Abnahme der Lichtstärke ausnahmlos wirksam ist. Versuche mit Aenderung der Lichtwirkung, vor und nach Abtragung der Kiemenfäden, führten zu dem Schlusse, daß die dabei tätigen Sinnesorgane in den Kiemenfäden, und zwar in deren inneren und terminalen Abschnitten gelegen sind. Die erzielten Versuchsergebnisse können nach den Ansichten des Verf. nicht mit der Theorie der Tropismen im Einklang stehen, weil kein einzelner Faktor, wie Licht oder Schwerkraft, eine befriedigende Erklärung zu liefern vermag. Sie führen ihn vielmehr zu der Annahme, daß in den Kiemenfäden Sinneszellen und Nervenendigungen vorhanden sind, „durch welche das verschiedene Verhalten der Tiere vermittels des Nervenzentren zu Schutz- oder physiologischen Zwecken koordiniert wird".

An *Allobophora foetida* untersuchten G. H. Parker und L. Arkin (27) die Lichtwirkung auf die Richtung der freien Lokomotionsbewegungen. Sie fanden, daß das Tier von einer mittelmäßigen starken Lichtquelle wegkriecht. Die Rezeptionsorgane würden hauptsächlich im vorderen Drittel des Körpers liegen. Zu im wesentlichen analogen Ergebnissen gelangte auch A. C. Smith (29). Die Verfasserin, die ihre Untersuchungen unter Morgans Leitung ausführte, stellte ferner die Wirkung anderer Reize fest. So fand sie, daß eine Erwärmung von 18 auf 28° C, d. h. um 10 Grade über die Temperatur, bei welcher dieser Wurm lebt, keine Wirkung auf die Bewegungen des Tieres äußert. Heftige Bewegungen treten dann ein, wenn die Temperatur von 29° auf 35° C steigt. Die Erhöhung von 35° auf 40° C wirkt tödlich.

Untersucht wurde ferner die Wirkung riechender Stoffe (Zederöl, Terpentin, Aether, Xylol). Aus ihren Versuchsergebnissen schließt die Verfasserin, daß diese Tiere, obwohl sie durch gewisse Gerüche von der Ferne nicht erregt werden, doch einen Geruchsinn besitzen. In dieser Hinsicht gibt es einen Unterschied zwischen dem vorderen und dem hinteren Ende des Körpers, indem das Vorderende empfindlicher ist. Sie ist der Ansicht, daß dieser Sinn beim Zustandekommen der Einbohrbewegungen eine wesentliche Rolle spielt.

Allobophora foetida zeigt ein eigentümliches Verhalten gegen gewisse mechanische (Berührungs- oder Druck-)Reize.

Wenn der Wurm mit einem passenden Gegenstand (z. B. einem Glasstab, einem Glasrohr, einem anderen Exemplar oder mit den Wänden einer Spalte entsprechender Größe) in Berührung kommt, so schmiegt er seinen ganzen Körper daran an und verläßt ihn nicht leicht wieder, auch wenn er nachträglich oder zugleich von Reizen getroffen wird, deren Wirkung er sonst vermeidet. So sah A. C. Smith, daß sich der Wurm unter diesen Umständen nicht mehr der Wirkung des diffusen Lichtes entzieht. (Die Wirkung des direkten Sonnenlichtes wird jedoch dadurch nicht abgeschwächt.) Diese Reaktion auf Berührungsreize steht sicher mit der normalen Gewohnheit dieser Tiere in Zusammenhang, im Dünger versteckt von allen Seiten geschützt zu leben. In Einklang damit steht die auch sonst oft an den Würmern gemachte Beobachtung (vgl. z. B. unten die Angaben Maxwells), daß sie in Massen zusammenliegen oder zusammenkriechen und mitunter auf gewisse Reize wie ein Ganzes gemeinsam reagieren.

Die Reflexbewegungen, die durch einen bestimmten künstlich angebrachten Reiz ausgelöst werden, sind jedoch nicht immer die gleichen, und laufen auch nicht gleichmäßig ab. Sie können vielmehr vielfach variieren, da sie auch von anderen Faktoren, als dem Reiz selbst mitbestimmt werden. Aehnliches haben wir auch bei den Cölenteraten kennen gelernt und werden wir noch öfter wiederfinden. Auch hier suchte H. S. Jennings (an *Lumbricus terrestris*) (17, 18) diese Faktoren zu analysieren. Hierzu bediente er sich als Reiz der Berührung einer bestimmten Stelle des Körpers (z. B. einer Seite des 6. Metameres) mit der Spitze eines fein ausgezogenen Glasstabes. Folgende Reaktionsweisen konnte er nun in den verschiedenen Fällen beobachten: 1) Es tritt bloß eine schwache Anschwellung der gereizten Gegend auf; 2) der Wurm wendet das Vorderende von der gereizten Stelle ab; 3) er wendet den Kopf nach der Stelle hin; 4) er kriecht rückwärts; 5) er kriecht vorwärts; 6) er kriecht zunächst rückwärts, dann vorwärts; 7) der Kopf wird nur zurückgezogen; 8) er macht eine plötzliche Kehrbewegung, den Ort des Vorder- mit dem des Hinterendes vertauschend; 9) das vordere Viertel des Körpers wird in die Luft emporgestreckt und heftig hin und her bewegt.

Die Faktoren, welche das Zustandekommen dieser verschiedenen Reflexbewegungen herbeiführen, sind nach ihm die folgenden:

A. Aeußere Faktoren. 1) Reizstärke; 2) Lokalisation der Reizapplikation.

B. Innere Faktoren. „3) Die Reaktion auf einen gegebenen Reiz hängt zum Teil davon ab, was das Tier vorher getan hat, und von seiner Stellung, unmittelbar bevor es den Reiz empfängt. 4) Die Reaktion hängt zum Teil auch von einer allgemeinen Neigung des Tieres ab, sich nach einer gewissen Richtung, namentlich vorwärts statt rückwärts zu bewegen. 5) Die Reaktion hängt ferner zum Teil von der Richtung ab, nach der das Tier eben kroch, als es gereizt wurde. 6) Die Reaktion hängt schließlich zum Teil auch von den vorher empfangenen Reizen ab.“

Hier finden wir also in letzter Instanz wesentlich dieselben Faktoren, die, miteinander interferierend, beim Zentralnervensystem der höheren Tiere Bahnung oder Hemmung der verschiedenen Reflexakte herbeiführen.

Zur Erklärung der Aenderungen der Reaktionsweisen bei gleicher äußerer Reizung stellte Jennings (18) seine Theorie der: „method of

trial and error" auf. Mit dieser Bezeichnung (Methode des Versuchs und Fehlers) wollte er die Aehnlichkeit zum Ausdruck bringen, welche derartige Vorgänge bei niederen Tieren mit denjenigen der höheren Tiere aufweisen, für welche diese Bezeichnung gewöhnlich angewendet wird. „Der wesentliche Punkt (schreibt er), welchen ich zum Ausdruck zu bringen beabsichtige, indem ich diese Bezeichnung in bezug auf die Art, mit welcher diese Tiere gewissen Reizagentien zustreben oder sich von ihnen entfernen, anwendete, war der folgende: Das Tier vollführt verschiedenartige Bewegungen, deren Merkmale nicht von der Lokalisierung des Reizes, sondern von anderen Faktoren bestimmt werden. Es setzt diese Bewegungen fort, welche das Tier dann schließlich unter eine gewisse neue Bedingung bringen, eine Bedingung, welche gewöhnlich in einer Erhöhung oder in einer Verminderung der Wirkung des Reizagens besteht".

Daß der Regenwurm in seiner normalen Lebensweise komplizierte Reflexakte zu zeigen vermag, wurde schon von Darwin (7) nachgewiesen. Er sah, daß die Regenwürmer die Gewohnheit haben, Blätter, Blattstiele usw. in ihre Röhre zu ziehen, um die Mündungen derselben auszukleiden oder zu verschließen. Darwin erkannte den Grund dieser Handlung darin, daß die Würmer sich dadurch vor Kälte, Nässe oder vor den Angriffen der Vögel schützen wollen, von denen ihnen große Gefahr droht, wenn sie, wie sie es meist zu tun pflegen, mit ihren Köpfen dicht unterhalb der Mündungen der Röhren liegen. Er beobachtete, daß sie dabei mit strenger Gesetzmäßigkeit immer das Zweckmäßige bevorzugen, d. h. sie ergreifen die verschieden gestalteten Blätter verschieden (entweder an der Basis oder an der Spitze), je nachdem die Gestalt derselben das Hineinziehen in die Mündung der Röhre am besten erlaubt. Und zwar tun sie dies nicht bloß mit den gewöhnlich sie umgebenden verschiedenen Pflanzenblättern, sondern auch mit künstlich ausgeschnittenen, ihnen vom Experimentator gebotenen Papierschnitzeln. Daraus schloß Darwin, daß die Regenwürmer eine gewisse Intelligenz besitzen.

E. Hanel (14), die über diesen Gegenstand im Chunschen Laboratorium weitere Versuche anstellte, konnte jedoch wahrscheinlich machen, „daß es sich nicht um psychische Vorgänge, sondern um einen automatischen [1]) Prozeß handelt".

Sie bediente sich zu ihren Versuchen verschieden ausgeschnittener Lindenblätter, Kiefernnadeln und Papierstücke. Bei den Lindenblättern und Kiefernadeln wären spezifisch chemische und „Formreize" (d. h. mechanische Reize, die von der eigentümlichen Gestalt des Blattes herrühren) das auslösende Moment, während bei den künstlich ausgeschnittenen Papierstücken nur die „Formreize" wirkten. Verfasserin hat allerdings die Natur dieser Reize nicht näher analysiert, indem sie deren Eingreifen per exclusionem annimmt. Sie konnte nämlich feststellen, daß die Regenwürmer unter allen Versuchsbedingungen nicht immer wirklich zweckmäßig und „vernünftig" reagieren. Schnitt sie z. B. das Lindenblatt so zu, daß es an seinem vorderen Ende breit und rund war, nach dem Blattstiele zu aber sich stark verjüngte, so wurden die Blätter trotzdem in keinem einzigen Falle am Blattstiele genommen, sondern immer an dem dem Blattstiel entgegengesetzten Pol (wie sie es tun, wenn es sich um unversehrte

---

1) d. h. reflektorischen.

Lindenblätter handelt), was aber im vorliegenden Falle sehr unzweckmäßig ist, wenn die Tiere das so zugeschnittene Blatt in ihre Röhre ziehen wollen.

„Wie aus diesen Versuchen ersichtlich (schließt die Verfasserin), sprechen eine ziemlich große Anzahl von Tatsachen für die Annahme einer bestimmten Reflexauslösung durch einander in gewisser Sukzession folgende Reize, und, was noch wichtiger ist, bis jetzt steht keines der Versuchsresultate in direktem Widerspruch mit ihr. Trotzdem muß ich den hypothetischen Charakter dieser Annahme zugeben . . .“

b) Zur Analyse der nervösen Leistungen ausgeführte Untersuchungen.

Die Untersuchungen Friedländers.

Die Ergebnisse, zu denen B. Friedländer auf Grund seiner Untersuchungen (9, 10, 11) an Regenwürmern gelangte, beziehen sich hauptsächlich auf die Leistungen des Bauchmarkes, und zwar namentlich soweit sie für die Lokomotion (Kriechbewegungen) in Betracht kommen. Ueberdies beabsichtigte er, die Funktionen des Ober- sowie des Unterschlundganglions festzustellen, ohne jedoch dabei zu ebenso entscheidenden Ergebnissen zu gelangen.

Die Methode, deren er sich bediente, bestand darin, nach genauer Beobachtung verschiedener Erscheinungen an normalen Tieren (Reizbeantwortungen, Progressivbewegungen, Schleimabsonderung, Kriechbewegungen), die Folgen festzustellen, die durch Abtragung verschiedener Abschnitte des Zentralnervensystems herbeigeführt werden.

Die Beobachtungen Friedländers sind wichtig für das Verständnis mancher Erscheinungen der Regenwürmer und mögen daher im folgenden ausführlich wiedergegeben werden.

1. Beobachtungen am normalen Regenwurm.

Einige Reflexe. Es sind im wesentlichen zwei Systeme von Muskeln, nämlich eine äußere Ringmuskelschicht und eine innere Längsmuskellage, welche die Bewegungen des Tieres bewirken. Kontraktion der Längsmuskeln macht den Hautmuskelschlauch des Wurmes kürzer und dicker, während Kontraktion der Ringmuskeln eine Streckung und Verdünnung des Tieres zur Folge hat.

Er sah nun, daß jeder beliebige Hautreiz durch Berührung oder Elektrisierung vorzugsweise eine Kontraktion der Längsmuskeln, also eine Verkürzung und Verdickung hervorruft (wenn nicht etwa die Kraft der Längsmuskulatur von der der Ringmuskeln bedeutend überstiegen werden sollte). Ist der Reiz sehr schwach, so verdickt sich nur die unmittelbar gereizte Stelle und ihre nächste Umgebung. Ist hingegen der Reiz im Verhältnis zur Reizbarkeit des Tieres stärker, was bei Würmern, die lange ruhig gelegen haben, schon für eine sehr gelinde Berührung gilt, so pflanzt sich die Kontraktion mit sehr großer Geschwindigkeit auf weite Strecken, in vielen Fällen auf den ganzen Wurm, fort. Diese Reaktion, welche Friedländer als Zuckbewegung bezeichnet, schien sich von der berührten Stelle aus zu verbreiten und nicht im strengen Sinne alle Segmente in demselben Augenblicke zu ergreifen. Die vordersten Segmente, sowie auch das hinterste Ende des Wurmes scheinen besonders empfindlich zu sein.

Verhältnismäßig sehr starke Reize rufen schlagende und windende Bewegungen des ganzen Tieres hervor; doch sind hierzu bei einem Wurme, der lange ruhig lag, nicht etwa an sich besonders starke Eingriffe erforderlich; die windenden und schlagenden Bewegungen treten z. B. oft schon dann ein, wenn man den Wurm vorsichtig aus seinem Behälter wegnimmt.

Progressivbewegungen. Fast regelmäßig gelingt es, einen Regenwurm zu Progressivbewegungen zu veranlassen, indem man ihn am äußersten Vorder- oder Hinterende reizt; und zwar ist die Bewegung derart, daß sich der Wurm dem Reize entzieht, d. h. also bei Berührung am Hinterende vorwärts, bei Berührung am Vorderende rückwärts kriecht. Friedländer bezeichnet diese Reaktionen als Fluchtbewegung.

Schleimabsonderung. Sie wird durch Berührungsreize und besonders durch elektrische Reize gefördert; bei elektrischer Reizung wird sie oft so stark, daß sich die Schleimmassen als weißliche Fäden an die Elektroden hängen.

Das normale Kriechen des Regenwurmes. Bei Betrachtung eines ruhig kriechenden Regenwurmes sieht man, wie er namentlich die vorderen Segmente abwechselnd streckt und zusammenzieht; und zwar ist leicht zu beobachten, daß er, um zunächst bei der Streckung zu bleiben, die nur auf eine Kontraktion der Ringmuskulatur zurückzuführen ist, nicht alle Segmente auf einmal streckt, sondern daß, von vorn nach hinten fortschreitend, die einzelnen Segmente in Tätigkeit geraten. Ist nun die Streckung ein Stück weit nach hinten vorgerückt, so beginnt, wiederum vorn, eine Verdickung, die gleichfalls sehr deutlich allmählich nach hinten fortschreitet. Bei beiden Vorgängen, der Streckung oder Verdünnung, wie bei der Zusammenziehung oder Verdickung, führen die einzelnen Segmente zwar die gleichen Bewegungen aus, aber nicht zur gleichen Zeit, sondern der Reihe nach eines nach dem anderen. Friedländer schlägt daher vor, der Bequemlichkeit wegen einfach von einer Verdünnungswelle und einer Verdickungswelle zu reden, da der Vorgang in dieser Hinsicht mit einer Wellenbewegung übereinstimmt und namentlich die Verdickungswelle auch unmittelbar den Eindruck einer Wellenbewegung macht. Mitunter erlöschen namentlich die Verdünnungswellen, oft aber auch die Verdickungswellen, allmählich, ehe sie das Hinterende des Tieres erreicht haben.

Durch das Spiel dieser beiden Wellen wird der ganze Wurm allmählich vorgeschoben; das liegt erstens an der Richtung, in der die Wellensysteme vorrücken und zweitens an der Stellung der Borsten, die bewirkt, daß beim Zurückweichen irgendeiner Partie des Wurmes eine größere Reibung überwunden werden müßte, als es beim Vorrücken der Fall ist; die Borsten wirken sozusagen als Sperrhaken.

Die Regenwürmer sind auch imstande, nach rückwärts zu kriechen, meist allerdings erst dann, wenn ihr Vorderende gereizt wird. Die Verdünnungs- und Verdickungswellen beginnen dabei am hinteren Ende und schreiten nach vorn. Zugleich sollen die Borsten durch Tätigkeit eines eigenen radiären Muskelsystems nach vorn umgelegt werden.

Sowohl die Verdickungs- als auch die Verdünnungswellen rücken ziemlich rasch vor, übrigens auch je nach dem Zustande der Würmer mit verschiedener Geschwindigkeit, aber doch in allen Fällen so lang-

sam, daß sie sehr leicht zu verfolgen sind; dabei ist die Verdickungswelle leichter zu beobachten als die Verdünnungswelle, was aber wohl nur daran liegt, daß sie schärfer abgegrenzt ist, als diese. Wollte man den Vorgang so auffassen, daß ein von den vordersten Segmenten oder deren Nervenzentren ausgehender Impuls — beim Vorwärtskriechen — allmählich nach hinten vorrückte, so hätte man hier eine nervöse Reizleitung von ganz unerhörter Langsamkeit vor sich: sie könnte, nach ungefährer Schätzung, kaum 2—3 cm in der Sekunde betragen.

Zudem ist noch die Tatsache zu erwähnen, daß kopflose Würmer, ja beliebige Stücke von Regenwürmern, wenn sie nur nicht zu kurz sind, im wesentlichen ebenso kriechen wie intakte Tiere. Hierdurch schon werden wir zu der Ansicht geführt (die wenigstens für die Verdickungswelle durch die operierten Tiere [s. u.] fast sicher bewiesen wird), daß der Vorgang des normalen Kriechens nicht so aufzufassen ist, daß ein nervöser Impuls, von den vorderen Segmenten ausgehend, das ganze Tier durchzieht, sondern daß vielmehr die Aktion eines jeden Segments erst den Reiz abgibt, der das folgende Segment veranlaßt, in derselben Weise in Tätigkeit zu treten; daß mit einem Worte beim normalen, ruhigen Kriechen der Regenwurm sozusagen nicht als einheitliches Individuum, sondern gleichsam als Segmentreihe fungiert.

Durch die an Tieren mit ausgeschnittenen Teilen des Bauchmarkes gewonnenen Ergebnisse wird obige Annahme näher begründet und genauer präzisiert.

2. Versuche an operierten Regenwürmern.

α) Versuche an Würmern mit Bauchmarklücke.

Meist wurden mehrere (bis 12—15) Bauchmarksganglien der auf das Clitellum folgenden Segmente reseziert.

An den ruhig in ihren Behältern liegenden so operierten Würmern werden keine Abweichungen von unversehrten Tieren wahrgenommen.

Beim Kriechen machen (in der Regel) der vordere und der hintere Teil (d. h. die bauchmarkhaltigen Teile) koordinierte Bewegungen, und zwar hinsichtlich der Verdickungswelle. Die Koordination ist, was die Verdickungswelle anbelangt, durch die Resektion eines Stückchens des Bauchmarks nicht gestört, indem die Verdickungswelle die bauchmarkslose Stelle einfach überspringt.

Genauer beobachtet, verhält sich die Sache so: Die Verdünnungswelle schreitet bis zur Resektionsstelle, ergreift oder überspringt diese aber nicht; in dem Augenblicke, wo die Verdünnungswelle diese Stelle erreicht, ist die Stelle unmittelbar vor dem Anfang des mittleren, bauchmarklosen Wurmabschnittes die dünnste. Der kurze, bauchmarklose, mittlere Abschnitt hebt sich von jener dünnsten Stelle sehr auffallend als ein Wulst ab, dessen Begrenzung nach vorn recht scharf ist, aber nur in dem Augenblicke, in dem die Verdünnungswelle an jenem Punkte anlangt. Nach hinten zu ist der Wulst, der also der mittleren, bauchmarklosen Strecke entspricht, weniger scharf begrenzt. Auch der hintere Abschnitt, in dem wiederum das Bauchmark erhalten ist, wird niemals so stark gestreckt, wie der vordere. Man kann kurz sagen, daß zwar die Verdickungswelle, aber nicht

die Verdünnungswelle den bauchmarklosen Abschnitt überspringe, oder, was auf dasselbe hinausläuft, daß es in dem hinteren Abschnitte zwar zur aktiven Verdickung, aber nicht mehr zur aktiven Verdünnung komme.

Eine sichere Erklärung für die Entstehung des genannten Wulstes am bauchmarklosen Wurmabschnitt fand Friedländer nicht. Er neigt jedoch zu der Annahme, daß der Wulst wenigstens teilweise und wahrscheinlich sogar vorwiegend, aber nicht ausschließlich, eine Folge des Defektes im Bauchmark sei.

Manchmal, namentlich wenn die Resektionsstelle weiter hinten lag, kam es vor, daß der hinter der Resektionsstelle liegende Wurmabschnitt einfach ohne irgendwelche aktiven Bewegungen nachschleppte. Diese Lähmungserscheinung wird dadurch begünstigt, wenn die Unterlage, auf der der Wurm kriecht, etwas glatt ist. Es genügt dementsprechend oft, eine rauhere Unterlage zu wählen, um aktives und koordiniertes Kriechen hervorzurufen.

In anderen selteneren Fällen macht der hintere Abschnitt autonome, d. h. von dem vorderen Abschnitte ganz unabhängige Bewegungen. Zur Erklärung dieses ausnahmsweisen Verhaltens zieht Friedländer die Beobachtungen in Betracht, die er an einfach zerschnittenen Würmern machen konnte. Er sah bei einfach halbierten Würmern, daß sich Vorder- und Hinterteil recht verschieden verhalten. Der vordere Abschnitt benimmt sich ganz so, wie ein normaler Wurm: er führt oft spontane Progressivbewegungen aus, bohrt sich in die Erde ein. Die freien Hinterenden dagegen scheinen kaum mehr „spontane" Bewegungen zu machen; sie gehen nicht in die Erde. Jedes freie Hinterende kann jedoch durch Reize zu Progressivbewegungen veranlaßt werden, und zwar ist dasselbe imstande, gerade so, wie ein ganzer Wurm, Fluchtbewegungen (s. o.) auszuführen; bei Berührung oder andersartiger, hinlänglich starker Reizung des hintersten Teiles kriecht das freie Hinterteil vorwärts, bei Berührung des vorderen Endes dagegen nach rückwärts. Ferner sah er einen für die Lokomotion sehr wahrscheinlich fundamental wichtigen Reflexvorgang, der durch spezifisch adäquate Reize entsteht: jede passive Verdünnung (d. h. jede passive Dehnung) von hinlänglicher Stärke löst eine aktive Verdickung aus. Zieht man z. B. an dem Vorderende des abgeschnittenen Wurmes, so tritt regelmäßig eine aktive Kontraktion der Längsmuskulatur ein. Werden zwei Stücke Regenwurm nur durch einen Faden verbunden, so führen beide oft gleichmäßig koordinierte Bewegungen aus. Das Gelingen dieses wichtigen Versuches wird nämlich mitunter dadurch verhindert, daß das Hinterende, wahrscheinlich durch den Reiz des Fadens in der Wunde, anfängt autonome Bewegungen zu machen.

Hierdurch werden obige an Regenwürmern mit Bauchmarkslücke beobachtete Erscheinungen klar. Das Nachschleppen des Hinterteils erklärt sich sehr einfach dadurch, daß bei den erwähnten Versuchsbedingungen die Reibung mit der Unterlage zu gering ist, um eine zur Auslösung der Reflexkontraktion hinlängliche, passive Dehnung des hinteren Abschnittes zuzulassen. Die autonomen Bewegungen erklären sich dadurch, daß in diesen Fällen irgendwelche Reize auf den Hinterteil einwirken und er dann gerade so wie ein freies Hinterende autonome Bewegungen macht. Der gewöhnliche Fall, bei dem also der hintere Abschnitt mit dem vorderen

koordinierte Bewegungen macht, erklärt sich andererseits sehr einfach durch den angegebenen Reflexvorgang: die Verdickungswelle des Vordertieres übt auf alle unmittelbar folgenden Abschnitte einen Längszug aus, versetzt sie in passive Dehnung, die dann eben die aktive Kontraktion der Längsmuskulatur reflektorisch veranlaßt; die Verdickungswelle muß dann offenbar die Resektionsstelle überspringen; denn obwohl sich der mittlere, bauchmarklose Abschnitt anscheinend ganz passiv verhält (übrigens sich auch der passiven Dehnung als unzugänglich erweist und deswegen den Wulst bildet), wird er doch eben passiv mitgezogen und überträgt auf diese Weise den Zug und die Dehnung auf den hinteren Abschnitt.

Der Wurm mit Bauchmarkslücke zeigt ferner folgende Eigenschaften, wenn er künstlich gereizt wird (schädigende Reize): Die sogenannte „Zuckbewegung" (s. o.), durch genannte Reize ausgelöst, überspringt niemals die Resektionsstelle. Reizt man z. B. einen ruhig in seinem Behälter liegenden Wurm mit Bauchmarkslücke dadurch, daß man sein äußerstes Hinterende, etwa mit der Spitze eines Bleistiftes, leise berührt, so zuckt sofort der hintere Abschnitt zusammen, aber die Zuckbewegung geht nur bis zur hinteren Resektionsstelle, wo sie scharf begrenzt aufhört. Die vordere Partie des Wurmes wird durch die Reizung des hinteren Abschnittes direkt gar nicht beeinflußt.

Ferner gelingt es durch stärkere Reize sehr leicht, die für gewöhnlich beim Kriechen bestehende Koordination zwischen dem vorderen und dem hinteren Abschnitte vollständig aufzuheben. Wird z. B. das äußerste Hinterende etwas stärker oder wiederholt gereizt, so gelingt es leicht, den hinteren Abschnitt zu selbständigen Progressivbewegungen nach vorwärts zu veranlassen, wobei der vordere Teil, falls dieser ruht, zunächst einfach vor sich hergeschoben wird. Oder läßt man den Wurm kriechen, und reizt man dann das vordere Ende des hinteren Abschnittes, also da, wo sich nach der Bauchmarkslücke wieder bauchmarkführende Segmente befinden, so gelingt es, den hinteren Teil zu schnellen, nach rückwärts gerichteten Progressivbewegungen zu veranlassen, während der vordere Teil ruhig seine nach vorn gerichteten Kriechbewegungen fortsetzt. In diesem Falle arbeiten also beide Teile des Wurmes eine Zeitlang in äußerst auffallender Weise gegeneinander.

Irgendein (schädlicher) Reiz, der die bauchmarklosen Segmente trifft, veranlaßt höchstens bei diesen selbst, aber nicht bei benachbarten oder überhaupt bei anderen Segmenten Bewegungen. Auch die reflektorische Schleimsekretion ist an dem bauchmarklosen Abschnitt verschwunden. Nachdem man nämlich mit einem Wurm längere Zeit experimentiert hat, zeigt er regelmäßig ein von dem ausgeschiedenen Schleime herrührendes, feuchtglänzendes Aussehen, mit alleiniger Ausnahme des mittleren, bauchmarklosen Abschnittes; dieser bleibt augenscheinlich viel trockener.

β) Versuche an Würmern ohne Oberschlundganglion, mit einseitig exstirpiertem Oberschlundganglion oder mit einseitig durchschnittener Schlundkommissur.

Die Ergebnisse dieser Versuche waren meist sehr gering und zweifelhaft. Den Grund der Mangelhaftigkeit dieser Ergebnisse er-

kennt übrigens Friedländer (wohl ganz richtig) in dem Umstande, daß er keine Versuche mit feineren Reaktionen der Tiere angestellt, sondern sich im wesentlichen auf Störungen der Lokomotion und des allgemeinen Verhaltens beschränkt hat; vielleicht sind (fügt er hinzu) übrigens auch die Lebensgewohnheiten dieser Tiere, oder besser, ihre verschiedenen Reizbarkeiten [1]), überhaupt noch nicht hinlänglich bekannt.

Würmer ohne Oberschlundganglion schienen besonders reizbar und unruhig. Sie hatten eine Neigung, nach oben zu kriechen. Sie können die vorderen Segmente strecken und zuspitzen und gehen auch in die Erde. Sie fressen wie normale Tiere und sind der Begattung fähig. Die einzige sichere unerklärte Eigenschaft der hirnlosen Würmer besteht darin, daß sie beim Kriechen im Augenblicke des Vorrückens der vordersten Segmente diese in starker Krümmung nach aufwärts erheben.

Nach einseitiger Abtragung des Hirns oder Durchschneidung der einen Schlundkommissur schienen Andeutungen undeutlicher Zwangsbewegungen aufzutreten.

Niemals kam es bei all diesen Versuchen zu einer Wulstbildung.

γ) Versuche an Würmern ohne Unterschlundganglion.

Nach Exstirpation des Unterschlundganglions (und mitunter zugleich der ersten 2—3 Bauchmarksganglien) tritt in den vordersten Segmenten beim Kriechen ein deutlichnr Wulst auf, ebenso wie bei den Würmern mit Bauchmarkslücke (vgl. oben). Ferner bemerkte Friedländer an diesen Tieren häufig die Neigung, die vordersten Segmente nach abwärts zu krümmen. Auf die Erde gesetzt, pflegten sie nicht in diese hineinzukriechen.

3. Theoretische Betrachtungen und Schlußfolgerungen über die normale Funktion des Bauchmarks.

Friedländer berücksichtigt hier zunächst den Vorgang der normalen Lokomotion (Kriechbewegungen), wie er sich nach obigen Versuchsergebnissen herausstellt. Oben wurde gezeigt, daß und warum der Regenwurm — und wahrscheinlich also auch andere Anneliden — nicht als einheitliche Individuen, sondern vielmehr sozusagen als Segmentreihen kriechen, so lange keine besonderen Reize auf sie einwirken. „Nach dieser Auffassung entspräche die Anordnung ungefähr demjenigen, was man in der Telegraphie als „Relais" bezeichnet; die nervösen Impulse würden danach nicht von vorn nach hinten den ganzen Wurm durchlaufen, sondern immer nur auf das zunächst benachbarte Segment, vielleicht auch eine beschränkte Zahl solcher wirken, deren Muskelaktion dann erst den Reiz für die folgenden Segmente abgäbe, in derselben Weise zu reagieren. Wie ich mich schon früher gelegentlich ausdrückte, hätten wir sozusagen eine ‚Kette von Reflexwirkungen' vor uns, die in ihrer Gesamtheit die Lokomotion zuwege brächte." Für die Verdickungswelle ist dies nach obigen Versuchsergebnissen sehr wahrscheinlich. Daß auch das Vorschreiten der Verdünnungswelle auf analogen

1) Unter dieser Bezeichnung versteht Friedländer offenbar die Funktion etwaiger Sinnesorgane.

Reflexvorgängen beruhe, ist wegen der Langsamkeit des Vorschreitens wahrscheinlich. Es gelang jedoch FRIEDLÄNDER nicht, einen Reiz ausfindig zu machen, der eine aktive Streckung der Segmente bewirkte. Es läge der Gedanke sehr nahe, daß dieser Reiz in der „passiven Verdickung“ oder vielmehr in dem Längsdruck liegen könnte, den die sich streckenden Segmente nach hinten ausüben; dann wäre die Analogie mit der Verdickungswelle vollständig. Vergeblich versuchte er aber, den direkten Beweis dafür durch das Experiment zu erbringen.

Während also der Regenwurm gewöhnlich als „Segmentreihe“ kriecht, so hört das auf, sobald besondere Reize (Berührung, schädliche Reize) auf ihn wirken. Die durch solche ausgelöste, von FRIEDLÄNDER als „Zuckbewegung“ bezeichnete Reaktion verläuft so schnell, daß man sehr wohl an einen nervösen Impuls denken kann, der das ganze Bauchmark durchläuft und mit sehr großer Geschwindigkeit, d. h. praktisch fast gleichzeitig, die Muskulatur der verschiedenen Segmente zur Kontraktion bringt. Dem entspricht auch die Tatsache, daß die Zuckbewegung eine Resektionsstelle des Bauchmarks nicht überspringt. In diesem Falle würde also der Regenwurm als einheitliches Individuum agieren[1]).

„In Hinsicht auf die Lokomotion (schließt FRIEDLÄNDER) wäre demnach der Bauchstrang des Regenwurmes vorwiegend ein Apparat zur Vermittelung von Reflexen von einem Segment zum anderen . . ., während für diejenigen Reaktionen, die den Wurm als Ganzes betreffen, jene die ganze Länge des Wurmes durchziehenden, kolossalen LEYDIGschen Fasern dienten.“ Für die letztere Annahme bringt er jedoch keinen weiteren experimentellen Beweis bei.

Spätere Untersuchungen.

Die Untersuchungen, die S. S. MAXWELL (25) unter Leitung J. LOEBS ausführte, wurden an drei Würmern (*Nereis virens*, Regenwurm und Blutegel) angestellt und bestanden in der Feststellung der Folgen, welche die Abtragung verschiedener Teile des Nervensystems hauptsächlich in den Bewegungen nach sich zieht. („*Nereis virens* ist eine große, hochentwickelte Annelide, die in Sandlöchern ein wenig unterhalb und oberhalb des niedrigsten Wasserstandes an der atlantischen Küste von Nordamerika lebt.“ Die Versuche wurden hauptsächlich an diesem Wurm angestellt.) Sie bestätigen zum Teil obige Angaben FRIEDLÄNDERS.

Seine wichtigeren Versuchsergebnisse faßt der Autor in folgender Weise vergleichend zusammen:

A. Das Oberschlundganglion.

1. Bei *Nereis*.

a) Exemplare von *Nereis*, die ihr supraösophagisches Ganglion verloren haben, nehmen keine Nahrung zu sich. Ihre Reaktion auf Nahrungsstoffe ist von ihrer Reaktion auf andere fremde Körper, wie Steinchen oder Holzstückchen, nicht verschieden. Lähmung der Freß-

---

1) Daß auch unter natürlichen Verhältnissen der Regenwurm sich dieser zweiten Innervationsart zur rascheren Fortbewegung, d. h. zu einem koordinierten Bewegungskomplexe, wenn er z. B. seinen Feinden (Maulwurf) zu entkommen sucht, zu bedienen vermag, beweist eine neuerdings von H. EISIG (8) mitgeteilte Beobachtung (zitiert nach J. v. UEXKÜLL, 33).

werkzeuge findet nicht statt, aber das Oberschlundganglion scheint zu fungieren als Zentrum für die Reaktionen auf chemische, durch Anwesenheit von Nahrungsstoffen hervorgerufene Reize, oder als Weg für die Uebertragung dieser Reize.

b) Ihres supraösophagischen Ganglions beraubt, gräbt sich *Nereis* gewöhnlich nicht ein; Lähmung des Schlundes ist sicher nicht vorhanden. Es ist daher wahrscheinlich, daß das supraösophagische Ganglion Zentrum oder Bahn für diejenigen Reaktionen ist, welche die normalen Grabbewegungen des Kopfes hervorbringen.

c) Exemplare von *Nereis*, die das supraösophagische Ganglion verloren haben, sind besonders unruhig. Sie zeigen ein anormales Bestreben, vorwärts zu rennen. Dies Bestreben kann sie veranlassen, sich durch Hindernisse einen Weg zu bahnen, anstatt ihnen aus dem Wege zu gehen. Unter solchen Umständen kann Eingraben stattfinden. Sie ähneln Schraders Fröschen ohne Gehirn und ohne den vorderen Teil der Medulla, und Goltz' Hunden, denen die vorderen Hälften der Großhirnhemisphären exstirpiert waren.

2. Beim Regenwurm.

Die Störungen nach Verlust des supraösophagischen Ganglions sind beim Regenwurm nicht sehr hervortretend. Die operierten Tiere essen und graben sich ein wie normale Tiere.

B. Das Unterschlundganglion.

1. Bei *Nereis*.

a) Nach Verlust des subösophagischen Ganglions bleibt *Nereis* sehr ruhig und macht wenige spontane Bewegungen.

b) *Nereis* nimmt nach Verlust des subösophagischen Ganglions keine Nahrung zu sich. Der Schlund ist schlaff und vorgestreckt und nach Verlust des subösophagischen Ganglions fast vollständig gelähmt. Folglich hängen bei *Nereis* die motorischen Innervationen beim Ergreifen und Verschlingen der Nahrung vom subösophagischen Ganglion ab.

c) Exemplare von *Nereis* ohne subösophagisches Ganglion graben sich nicht ein. Bewegungen des Schlundes sind die Hauptsache bei der Arbeit des Eingrabens; aber die sehr weitgehende Lähmung des Schlundes nach Verlust des genannten Ganglions macht diese Bewegungen unmöglich.

Eine Vergleichung der Ergebnisse der Exstirpation des supraösophagischen Ganglions mit den Resultaten der Exstirpation des subösophagischen Ganglions bei *Nereis* scheint darauf hinzudeuten, daß die Grab- und Freßreflexe des subösophagischen Ganglions normalerweise durch Impulse in Tätigkeit gesetzt werden, die entweder von dem supraösophagischen Ganglion kommen oder durch dasselbe passieren.

2. Beim Blutegel.

Die Entfernung des subösophagischen Ganglions zieht beim Blutegel den Verlust keiner bestimmten charakteristischen Reaktion nach sich. Bei *Hirudo* scheint das subösophagische Ganglion

in seiner Funktion von den anderen Ganglien der Bauchkette nicht verschieden zu sein.

3. Beim Regenwurm.

Nach Entfernung des subösophagischen Ganglions frißt der Regenwurm nicht. Er gräbt sich auch nicht in normaler Weise ein, doch bleibt das Bestreben sich einzugraben nach Verlust dieses Ganglions bestehen.

C. Die Ganglien der Bauchkette.

Beim Regenwurm, beim Blutegel und bei *Nereis* bleiben die Segmente, in denen die Bauchganglien exstirpiert worden sind, schlaff und nehmen an den Ortsbewegungen keinen Teil.

Bei diesen Tieren funktioniert jedes Ganglion der Nervenkette als das lokale Zentrum für sein entsprechendes Segment.

D. Die Ganglien der Parapodien und der Fühler.

Bei *Nereis* besitzt jedes bewegliche Anhängsel ein unabhängiges Reflexzentrum.

Die Ganglien der Parapodien sind die Zentren für die Reflexbewegungen der Parapodien.

Die großen Ganglien der ösophagischen Kommissur und des akzessorischen Nervs sind Zentren für die Reflexbewegungen der Fühlfäden.

Von den weiteren an *Nereis* erzielten Versuchsergebnissen Maxwells ist noch zu erwähnen, daß hier im Gegensatz zu den von Friedländer u. a. am Regenwurm festgestellten Tatsachen die Koordination der Bewegungen zwischen Vorderstück und Hinterstück nach Durchschneidung der Ganglienkette so gut wie erloschen ist. Dies erklärt sich aber dadurch, daß hier im Gegensatz zum Regenwurm zwischen den einzelnen Segmenten tiefe Einschnitte bestehen, welche eben verhindern, daß die passive Dehnung von Segment zu Segment einwirkt, die wohl den Vorgang der peristaltischen Kriechbewegungen reflektorisch vermittelt.

Die Frage, von der Loeb (22) bei seinen Untersuchungen am Nervensystem der Anneliden (wie überhaupt aller von ihm untersuchten Tiere) ausging, wird von ihm folgendermaßen formuliert: Ist das Gehirn (Oberschlundganglion) nichts anderes als ein segmentales Ganglion, oder hat es die Rolle eines Organes höherer Ordnung, das die Tätigkeit der übrigen Ganglien reguliert oder leitet?

Was zunächst die Progressivbewegungen des Regenwurmes anbelangt, so sieht J. Loeb in den Versuchsergebnissen Friedländers ausreichende Gründe zu der Annahme, daß das Gehirn keine „führende“ Rolle bei diesen Bewegungen des Regenwurmes spielt. Das Zentralnervensystem dient nach ihm bei der Koordination bekanntlich nur als „bequemer Reizleiter“.

Auch die übrigen vom Regenwurm (und *Lumbricus foetidus*) gezeigten Reflexe (auf spezifisch wirkende chemische Reize, auf Lichtreize, auf Berührungsreize) werden nach Loeb nicht vom Oberschlundganglion wesentlich bedingt. Das enthirnte Tier gräbt sich nur nicht mehr ein. Dies hängt jedoch nicht vom Verlust des Oberschlundganglions, sondern davon ab, daß es zum Eingraben sich der Mundorgane bedient, die bei der Dekapitation abgeschnitten werden.

Das Oberschlundganglion hätte also nur die Bedeutung eines „segmentalen Ganglions“. Diese Schlußfolgerung kann jedoch nicht als zwingend betrachtet werden. Denn abgesehen davon, daß man dadurch keine rechte Erklärung für die besondere Struktur gewinnt, die diesen Nervenabschnitt vor den übrigen segmentalen Ganglien des Bauchstranges auszeichnet, bleibt immer noch die naheliegende Möglichkeit, daß es an der bisher angewendeten mangelhaften Versuchstechnik liegt, wenn man keinen Unterschied in den Funktionen dieses besonderen Nervenabschnittes festzustellen vermochte. Es ist sehr wahrscheinlich (und wir werden unten immer triftigere Gründe für diese Annahme kennen lernen), daß das Oberschlundganglion aus Zentren für höher entwickelte und im Kopf gelegene Sinnesorgane besteht. Zur Feststellung der Reaktionen auf die spezifisch wirkenden Sinneserregungen bedarf man aber offenbar einer feineren Methodik, als sie bei den bisherigen Versuchen angewendet wurde. Dies ist übrigens, wie oben erwähnt, auch im Prinzip die Anschauung Friedländers.

Mit den vagen Vorstellungen Loebs einer „Oberführung“ oder „Leitung“ oder „Regulation“ oder einer „bequemen Reizleitung“ können wir nichts anfangen. Werden sie aber dahin genauer präzisiert, daß z. B. das Oberschlundganglion durch Vermittelung der von den Kopfsinnesorganen herkommenden spezifischen Erregungen die Tätigkeit der Bauchstrangganglien regelt (z. B. hemmt oder erregt), so erhält die Fragestellung einen präzisen Sinn und wird schon durch die bisher erzielten Versuchsergebnisse einer gewissen Lösung in der genannten Richtung entgegengeführt.

Befunde, die direkt für die eben besprochene Bedeutung des Oberschlundganglions sprechen, erwähnt übrigens Loeb selbst in seinem Buche. Es sind diejenigen, welche sein Schüler S. S. Maxwell an *Nereis* erzielte und von denen oben die Rede war. Hier wurden tatsächlich tiefgehende Unterschiede zwischen normalen und des Oberschlundganglions beraubten Tieren beobachtet. Zur Erklärung dieses Verhaltens zieht J. Loeb (wohl mit Recht) den Umstand in Betracht, daß bei *Nereis* die Kopfsegmente viel mehr als beim Regenwurm von den übrigen Körpersegmenten differenziert sind, indem sie eine größere Zahl und eine höhere Entwicklung besonderer, auch morphologisch erkennbarer Sinnesorgane aufweisen. „Auch bei Wirbeltieren (schreibt Loeb) ist der Kopf durch Reizbarkeiten und Organe (Sinnesorgane, Mundorgane, Kehlkopf etc.) ausgezeichnet, welche den übrigen Segmenten fehlen. Bei der Beurteilung der Stellung der Gehirnganglien zu den übrigen segmentalen Ganglien des Körpers darf dieser Umstand nicht außer acht gelassen werden. Was die Nervenphysiologen zur Annahme des ‚führenden‘ Charakters eines Ganglions veranlaßt, ist in vielen Fällen nur bestimmt durch die größere Differenzierung resp. besonderen Reizbarkeiten[1]) der peripheren Organe des entsprechenden Segments und nicht durch die größere Differenzierung des Gehirns.“

Die Unrichtigkeit der letzteren Schlußfolgerung liegt auf der Hand, denn es wird keinen Physiologen geben, der den engen Zusammenhang zwischen dem Vorhandensein bestimmter höher differenzierter Sinnesorgane und dem Auftreten bestimmter höher differenzierter

1) d. h. Tätigkeiten der Sinnesorgane.

Ganglienanhäufungen im Zentralnervensystem, die eben die zentralen Endstätten der peripheren Sinnesorgane darstellen, bestreiten würde.

W. Biedermann (5) hat weitere Tatsachen zutage gefördert, die für das nähere Verständnis der nervösen Vorgänge bei der Lokomotion des Regenwurmes und des Blutegels (an denen er seine Versuche anstellt) wichtig sind.

1) Auf Grund der Ergebnisse seiner zahlreichen und vielfach variierten Versuche stellte er zunächst die Angabe Friedländers richtig, „daß jede passive Verdünnung von hinlänglicher Stärke eine aktive Verdickung auslöst“, indem er sich davon überzeugte, „daß unter allen Umständen der passiven, durch Zug bewirkten Verdünnung zunächst eine noch weitergehende aktive Kontraktion der Ringmuskeln folgt, der sich dann erst die Kontraktion der Längsmuskeln anschließt“.

Dies wäre eine spezifische Reaktion, weil „bei möglichst begrenzter mechanischer Reizung (Berühren mit einer Nadelspitze) trotz der oberflächlichen Lage der Ringmuskelschicht immer zunächst eine Verdickung und Verkürzung der betreffenden Segmente, d. h. also eine begrenzte (reflektorische) Kontraktion der Längsmuskeln erfolgt“ (vgl. oben die ähnliche Angabe Friedländers). Das Zustandekommen des letzteren Reflexes vermag den eventuell zugleich stattfindenden ersteren Reflexakt zu hemmen.

2) Ferner konnte Biedermann feststellen, daß bei dem Versuche Friedländers, bei dem durch Ziehen an einem Faden das eine oder andere Wurmende mäßig gedehnt und dadurch Peristaltik ausgelöst wird, als veranlassende Ursache (d. h. als spezifisch wirkender Reiz) der Bewegung in der Tat nur die Dehnung des Hautmuskelschlauches (oder des Bauchstranges) und nicht das gleitende Hinstreifen (Berührungs- oder Druckreiz) auf der rauhen feuchten Unterlage gelten darf. Denn die gleiche regelmäßige Peristaltik tritt auch dann hervor, wenn man ein solches Wurmpräparat mittels des Fadens frei in der Luft aufhängt. Befindet sich dabei das Kopfende oben, das Hinterende unten, so wirkt lediglich die Schwere des Wurmkörpers dehnend, und es entwickelt sich sehr bald eine rechtsläufige Peristaltik nach dem Schwanzende hin, die oft einen ganz regelmäßigen Rhythmus innehält. Hängt man den Wurm verkehrt auf, so erfolgen häufig nicht minder regelmäßige antiperistaltische, d. h. nach dem Kopfende hin gerichtete Bewegungen. Es können aber auch Fälle vorkommen, bei denen die Kontraktionswellen nicht vom oberen Wurmende ausgehen.

Der Rhythmus dieser Erregungswellen wird durch Wärme ganz außerordentlich beschleunigt, indem das Maximum der Schnelligkeit, mit welcher die Kontraktionswellen aufeinander folgen, bei etwa 30° C erreicht wird.

Auch am Blutegel läßt sich mit wesentlich gleichem Erfolge der obige Versuch der künstlichen Dehnung durch einen angebundenen Faden wiederholen. Auch hier wirkt Dehnung (reflektorisch) erregend zunächst auf die Ringmuskulatur. Am frei hängenden, nur durch sein Gewicht belasteten Egel tritt allerdings die Peristaltik kaum je auf. Dagegen sieht man dann bisweilen Schwimmbewegungen (Wellenbewegungen) infolge abwechselnder Kontraktion der Längsmuskeln beider Seiten (dorsal und ventral).

3) Die Frage, die Biedermann weiter zu beantworten suchte, ist die nach der Natur der Leitung der die Peristaltik bewirkenden Erregungsimpulse, nämlich welche Rolle bei der Fortpflanzung der Kontraktionswellen das zentrale Nervensystem spielt und welche eine etwaige direkte Muskelleitung im Sinne von Engelmann. Auch hier finden wir also die in den letzten Dezennien in den verschiedensten Gebieten der Nerv-Muskelphysiologie so oft aufgeworfene und so viel umstrittene Frage: myogen oder neurogen, welche den Hauptgegenstand der vorliegenden Untersuchungen Biedermanns bildet.

Die Frage wird in dem Sinne beantwortet, daß direkte Muskelleitung dabei keinerlei Rolle spielt. Die normale Fortleitung der zu geordneter peristaltischer Bewegung führenden Erregungsimpulse ist vielmehr geknüpft an die Integrität des zentralen Nervensystems und erfolgt größtenteils durch segmental fortschreitende Reflexe, indem jede irgendwie herbeigeführte passive Dehnung eines Segmentes reflektorisch eine Kontraktion der Ringmuskeln und wahrscheinlich gleichzeitig Erschlaffung der Längsmuskeln zur Folge hat.

Die Beweise für diese Annahme sieht Biedermann in folgenden Versuchsergebnissen:

a) Wird ein Wurm in zwei Teile geteilt, doch beide Teile in Zusammenhang gelassen, indem man eine Stelle seines Körpers etwa in der Mitte oder an der Grenze des ersten Drittels durch wiederholtes Berühren mit einem erhitzten Glasstab völlig abtötet, oder aber (Friedländers Verfahren) indem man beide zunächst durchschnittenen Körperstücke zusammennäht, und läßt man den Wurm auf einer passenden Unterlage kriechen, so bewegen sich beide Wurmhälften wie im normalen Zustande. Dies erklärt sich, wie erwähnt, dadurch, daß jede passive Dehnung des Hautmuskelschlauches sofort eine Kontraktion der Ringmuskeln in den gedehnten Segmenten reflektorisch auslöst, der sich die Kontraktion der Längsmuskeln anschließt usw. Hängt man nun den Wurm, statt ihn kriechen zu lassen, mittels eines vorn durchgezogenen Fadens frei in der Luft auf, so kann sich natürlich die Gestaltveränderung der einen Hälfte auf die andere nicht mehr unmittelbar übertragen, und dann hört auch sofort die Koordination beider Abschnitte auf. Es können verschiedene Fälle vorkommen: z. B. entwickelt sich in der Kopfhälfte eine Antiperistaltik, im hinteren Abschnitt dagegen eine rechtsläufige Peristaltik; oder aber es ist der Rhythmus ein ganz verschiedener in beiden Hälften usw. Niemals sieht man aber, wie beim kriechenden Wurm, eine Kontraktionswelle die verletzte Stelle überschreiten.

Da bei diesem Versuch sowohl die Muskel- wie die Nervenkontinuität zwischen beiden Stücken unterbrochen wurde, sprachen offenbar die beobachteten Tatsachen weder zugunsten der myogenen noch der neurogenen Leitung. Sie liefern dagegen wohl einen weiteren Beweis für die obige Ansicht bezüglich des Dehnungsreizes als reflektorisch auslösenden Momentes der Peristaltik. Außerdem ist aber nach Biedermann der Versuch dazu geeignet, daß man sich über scheinbare und wirkliche, durch physiologische Leitung vermittelte Koordination der Teilstücke genügend orientieren kann, um dann der weiteren Frage näher zu treten, wie sich ein Wurm verhält, bei dem bloß der Hautmuskelschlauch mit Schonung des Bauchstranges in der Kontinuität streckenweise abgetötet wurde. Die technischen Schwierigkeiten eines solchen Versuches sind freilich recht erheblich, und Biedermann kann

kaum behaupten, daß es ihm wirklich gelang, sie völlig zu überwinden. Hierzu bediente er sich folgenden Verfahrens. Nach vorheriger Narkose des Regenwurmes (durch 5—6-stündigen Aufenthalt in einer 5—7-proz Lösung von Alkohol in Wasser) tauchte er diejenige Strecke, innerhalb deren er die Muskeln abzutöten beabsichtigte, in eine ätzende Flüssigkeit (nicht zu verdünnte Salpetersäure oder auch reines Chloroform). Es kommt nun natürlich ganz darauf an, den richtigen Zeitpunkt zu treffen, wo Ring- und Längsmuskeln abgetötet sind, ohne erhebliche Beeinträchtigung der Funktionen der zentralen Ganglienkette: was hauptsächlich Sache der Uebung und einer gewissen Erfahrung ist. In der Regel genügen wenige Sekunden.

An einem so behandelten Tiere bleibt nun die peristaltische Koordination zwischen beiden Teilen erhalten, nicht nur wenn man ihn auf feuchter rauher Unterlage kriechen läßt, sondern auch wenn man ihn in der Luft frei aufhängt. Nur erfährt der Erregungsvorgang innerhalb der säurestarren Strecke eine oft außerordentlich bedeutende Verzögerung.

Auch am kriechenden Wurm läßt sich übrigens ganz einwandfrei das Erhaltensein einer physiologischen Leitung durch die abgetöteten Segmente hindurch nachweisen, natürlich unter der Bedingung, daß jede Möglichkeit einer Dehnung der Hinterhälfte ausgeschlossen ist. Dies kann z. B. am besten dadurch erreicht werden, daß man mittels zweier feiner Nadeln, die ohne Verletzung des Bauchstranges seitlich innerhalb der starren Strecke eingestochen werden, diese letztere derart auf einer Korkunterlage fixiert, daß eine passive Mitbewegung und Dehnung der jenseits gelegenen Segmente gänzlich ausgeschlossen erscheint. Regt man dann die eine oder andere Hälfte des Wurmes zu lebhafter Peristaltik an, so sieht man mit größter Regelmäßigkeit die andere völlig koordiniert sich mitbewegen, ohne daß im Mittelstück auch nur die geringste Spur von Kontraktion sichtbar wäre.

Bemerkenswert ist auch hier die oft außerordentlich bedeutende Verzögerung des Leitungsvorganges. Ehe die Erregung eine Strecke von 2—3 cm durchläuft, können oft 4—5 Sekunden gezählt werden. Diese Verzögerung betrifft aber bloß die Fortleitung der peristaltischen Wellenbewegung, nicht jene raschen „Zuckungen“, welche namentlich an gut ausgeruhten Würmern bei Reizung der Körperenden, besonders des Kopfes, auftreten (vgl. oben p. 110, 113 und 119). Diese erfolgen nach wie vor ohne irgend augenfällige Verlangsamung der Leitung. Ihr Auftreten ist zugleich ein sicheres Zeichen für das Erhaltensein der Leitung und mithin der Unversehrtheit des Bauchstranges.

b) Beweisen diese Versuchsergebnisse also, daß eine physiologische Leitung (Erregungsleitung) noch möglich ist, wenn der Hautmuskelschlauch des Wurmes partiell kontraktionsunfähig gemacht wurde, und daß der Bauchstrang diese Leitung vermittelt, so läßt sich andererseits die Annahme einer direkten Muskelleitung völlig widerlegen durch Versuche, bei welchen umgekehrt der Bauchstrang partiell exstirpiert wird mit Erhaltung des Hautmuskelschlauches.

Diesbezüglich liegen bereits die oben erwähnten sorgfältigen Beobachtungen Friedländers vor (vgl. p. 115 ff.), die Biedermann in allen wesentlichen Punkten bestätigte. Es verhält sich ein derartig operiertes Tier eben einfach so wie ein solches, bei welchem eine Segmentreihe in der Kontinuität völlig abgetötet wurde. Das hervorstechendste und wesentlichste Merkmal besteht in der Lähmung aller

derjenigen Segmente, welche dem Einfluß der zentralen Ganglienkette entzogen sind. Dieser gelähmte Abschnitt ist am ruhenden Tiere kaum zu unterscheiden, hebt sich aber auf das schärfste ab, sobald Peristaltik erregt wird.

Am allerbeweisendsten ist aber wieder das Verhalten eines so operierten, in der Luft frei aufgehängten Wurmes. In günstigen Fällen entwickelt sich, durch den Dehnungsreiz veranlaßt, eine überaus lebhafte Peristaltik in beiden Wurmhälften, doch besteht niemals mehr Koordination der Bewegungen, sondern jede Hälfte arbeitet sozusagen in einem speziellen (autonomen) Rhythmus unabhängig von der anderen, genau so, wie es auch nach gänzlicher Abtötung einer mittleren Segmentreihe der Fall ist.

c) Zur Gewinnung einwandfreier Beobachtungen über den wirklichen Einfluß des Bauchstranges auf die Peristaltik suchte Biedermann ferner ein (hier technisch ziemlich schwer gelingendes) Präparat herzustellen, welches aus zwei voneinander getrennten und nur durch die möglichst ganz bloßgelegte Ganglienkette noch verbundenen Stücken des der Länge nach aufgeschnittenen Hautmuskelschlauches bestand.

Es läßt sich dann auch hier zeigen, daß die Koordination zwischen beiden Stücken nicht gestört ist, auch wenn man dafür sorgt, daß eine passive Mitbewegung des einen oder anderen Stückes gänzlich ausgeschlossen ist.

Nachdem Biedermann durch weitere Versuche die Möglichkeit ausgeschlossen hat, daß die durch die Dehnung direkt gereizten Muskeln bei den normalen Progressivbewegungen eine wesentliche Rolle spielen, kommt er zu dem Schluß, daß man wohl mit ziemlicher Sicherheit behaupten darf, daß die mechanische Dehnung der Wurmsegmente, welche normalerweise für die Auslösung und Fortleitung der peristaltischen Wellenbewegung in den beiden Muskelschichten von wesentlichster Bedeutung ist, ihren primären Angriffspunkt nicht sowohl in den Muskelfasern (-zellen) selbst findet, als vielmehr in (sensiblen) Nervenendigungen der Haut, von denen aus erst sekundär (reflektorisch) die Muskeln in Erregung versetzt werden. Zu diesem Satz könnte man jedoch bemerken, daß bei dem Reflexvorgang vielleicht nicht so sehr die Hautnervenendigungen, wie die afferenten (sensiblen) Nervenendigungen der Muskeln selbst eine wesentliche Rolle spielen dürften, ähnlich wie bei anderen analogen Reflexverkettungen bei höher organisierten Tieren. Dies scheint von vornherein deswegen wahrscheinlich, weil eben die sensiblen Muskel- oder Sehnennervenendigungen gewöhnlich die adäquaten Aufnahmeorgane derjenigen Reize darstellen, welche durch passive sowie aktive Dehnung entstehen. Ich möchte aber nicht unerwähnt lassen, daß diese Bemerkung vorläufig nur eine hypothetische ist, die jedoch vielleicht unschwer experimentell geprüft werden kann, indem man die Hautsinnesorgane ausschließt.

In einem weiteren Abschnitt seiner Abhandlung beschäftigt sich Biedermann mit dem Tonus glatter Muskeln, mit einer Frage also, die uns hier nicht direkt interessiert. Unter anderem unterzieht er dabei die diesbezüglichen Anschauungen v. Uexkülls einer eingehenden und erschöpfenden Kritik, ihre Unhaltbarkeit recht deutlich beleuchtend.

c) Die Leitungsgeschwindigkeit im Bauchmark.

Im Anschluß an die später zu erwähnenden, am Pedalnerven von *Ariolimax* (einer Schnecke) ausgeführten ähnlichen Untersuchungen von JENKINS und CARLSON untersuchte CARLSON (6) den Einfluß, den die innerhalb physiologischer Grenzen stattfindende Ausdehnung des Bauchmarkes bei einer tubicolen Annellide (*Bispira polymorpha*) auf die Leitungsgeschwindigkeit ausübt. Hierzu benutzte er die Retraktionsbewegung (d. h. Zusammenziehung der Längsfasern des vorderen Drittels des Körpers) des Kopfabschnittes, mit welcher dieses Tier auf alle Reize antwortet. Die beifolgende Abbildung (Fig. 13) veranschaulicht das Versuchsverfahren.

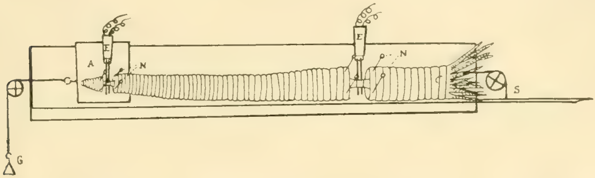


Fig. 13. Schema des Versuchsverfahrens zur Ermittelung der Uebertragungszeit der Erregung im Bauchmark von *Bispira polymorpha* (nach A. J. CARLSON). *A* Korkstück, an dem das Hinterende des Wurmes befestigt ist. Dasselbe trägt ferner das distale Elektrodenpaar. *E* Elektroden. *S* Schreibhebel. *N* Nadeln, welche den Wurm auf der Unterlage befestigen. *G* Gewicht, durch das eine beliebige Ausstreckung des Wurmes bewirkt werden kann.

Er fand, daß die Uebertragungszeit (Latenzzeit) bei der Ausdehnung ausnahmslos länger ist, als sonst, und zwar bei unveränderter Hubhöhe der Muskelkontraktion. Wegen der praktisch kaum durchführbaren exakten Messung der Länge des Bauchmarkes beim nicht kontrahierten Wurme kann nicht mit absoluter Sicherheit die Frage beantwortet werden, ob der Zunahme der Latenzzeit der jeweilige Wert der Ausdehnung des Bauchmarkes so genau entspricht, daß die Leitungsgeschwindigkeit in allen Fällen genau die gleiche bleibt.

Diese Versuchsergebnisse stimmen mit denjenigen am Pedalnerven der Schnecke überein und führen nach CARLSON zu der Annahme, daß die Ausstreckung des Bauchmarkes oder des Nerven eine wirkliche Ausdehnung der l e i t e n d e n S u b s t a n z bewirkt, ohne daß dadurch ihre molekulare Struktur geändert wird. Dies wäre dann nur mit der Auffassung vereinbar, daß die leitende Substanz des Nerven die Eigenschaften einer Flüssigkeit besitzt, was dafür spräche, daß das Nervenplasma und nicht die Neurofibrillen das leitende Prinzip darstellen.

„Diese Ergebnisse (schließt CARLSON) weisen zwar nicht auf einen besonderen Stoff des Achsenzylinders hin, welcher die Erregungsleitung vermitteln würde, es sei denn, daß das Nervenplasma eine flüssigere Konsistenz hätte als die Neurofibrillen; dann würden sie zugunsten des ersteren als erregungsleitender Substanz sprechen.“

Im Gegensatz dazu würden die später von A. BETHE (4) am Blutegel angestellten Untersuchungen stehen. BETHE ging dabei ausdrücklich von der anscheinend fundamentale Bedeutung beanspruchenden

Frage aus, welcher von den den Bau der Nerven zusammensetzenden morphologischen Bestandteilen (die Neurofibrillen oder das Nervenfaserplasma, d. h. die Perifibrillärsubstanz) die spezifische Nervenfunktion, also die Leitung bewirkt.

Der Umstand, den er zur Lösung der Frage zu verwerten suchte, ist der, daß die Nerven dieser Tiere unter physiologischen Bedingungen erheblichen Längenveränderungen unterworfen sind. „Ein Blutegel ist z. B. bei physiologisch größter Länge 3—$3^1/_2$ mal so lang als bei stärkster Kontraktion, und die durch den ganzen Körper ausgespannte Bauchganglienkette macht diese Längenveränderungen fast vollkommen mit. Bei gestrecktem Körper ist die Bauchganglienkette geradlinig, lang und dünn; bei der Kontraktion bleibt sie geradlinig und wird kurz und dick, genau wie ein vorher gestreckter Gummifaden". Bei diesen Längenveränderungen verhalten sich nun die beiden morphologischen Bestandteile der Nerven verschieden. Während das Nervenfaserplasma unter entsprechenden Modifikationen seiner Dicke dieselben Längenveränderungen erfährt, verändern die Neurofibrillen ihre Länge nicht. Bei stärkster physiologischer Streckung der Nerven erscheinen die Neurofibrillen nahezu geradlinig. Je stärker dagegen der Nerv sich verkürzt, desto welliger erscheinen die Fibrillen unter dem Mikroskop innerhalb der geradlinig konturierten Nervenfasern.

Ist nun das Nervenfaserplasma das Leitende im Nerven, so muß nach Bethe die „Uebertragungszeit", d. h. die Zeit, in welcher der Reiz durch ein gegebenes Nervenstück fortgeleitet wird, bei Dehnung des Nervenstückes im gleichen Verhältnis zunehmen. Sind aber die Fibrillen das leitende Element im Nerven, so muß die Uebertragungszeit für jede physiologische Länge des Nervenstückes gleich groß sein.

Die oben erwähnten Untersuchungen Carlsons werden von Bethe einer eingehenden Kritik unterworfen, die ihn zu dem Resultat führt, daß Carlsons Schlußfolgerung nicht durch seine Beobachtungen begründet wird.

Seine eigenen Versuche stellte Bethe am Bauchmark des Blutegels (*Hirudo medicinalis*) an, von der Annahme ausgehend, daß es sich zwar hier nicht um einen peripheren Nerven handelt, aber doch um lange, durch die ganze Bauchganglienkette durchlaufende intrazentrale Fasern (die von Apáthy beschriebenen sensorischen Bündel), die mit den Hintersträngen der Wirbeltiere vergleichbar sein, und bei den Versuchen die Erregung von einem Ende des Tieres zum anderen leiten sollen.

Zu den Versuchen wurde das Bauchmark nicht freigelegt und das Tier auch nicht künstlich gedehnt. Es wurde abgewartet, bis die Tiere von selbst (d. h. spontan) ihre Länge variierten.

Das Kopfende des Tieres war auf einer festen Unterlage festgesteckt, während das Hinterende an einem leichten, verschiebbaren, mit einem kleinen Gewicht (15 bis 20 g) belasteten und mit einem Schreibhebel verbundenen Schlitten fixiert war. Diese Einrichtung ermöglichte es, daß das lange, zwischen Kopf und Schwanz liegende Mittelstück des Tieres seine Länge verändern konnte. Die Längenänderungen wurden dann direkt gemessen.

Gereizt wurde einmal der auf dem Schlitten befestigte Schwanz und das andere Mal der auf der unbeweglichen Unterlage fixierte Kopf. Als Reiz dienten entweder Oeffnungsschläge oder häufiger kurzdauernde Reizperioden unter Einschaltungen des Wagnerschen Hammers (45 Unterbrechungen in der Sekunde). Darauf reagiert das Tier mit einer Kontraktion des Kopfendes, welche mittels eines Schreibhebels verzeichnet und (nach Abrechnung der Reflexlatenz und Muskellatenz) zur Messung der Uebertragungszeit vom Schwanz zum Kopf benutzt wurde.

Hier seien nun die von BETHE aus seinen Versuchsergebnissen abgeleiteten Schlußfolgerungen wörtlich wiedergegeben.

„1) In dehnbaren Nerven (*Hirudo*) ist die Leitungsgeschwindigkeit in einem gegebenen Nervenstück proportional seiner jeweiligen Länge, solange die Dehnung innerhalb der physiologischen Grenzen bleibt. Da die Neurofibrillen innerhalb der physiologischen Dehnungsgrenzen die gleiche Länge bewahren, so sind dieselben als die Hauptträger der Erregungsleitung anzusehen.

2) Das Nervenfaserplasma (die Perifibrillärsubstanz) hat auf die Geschwindigkeit der Erregungsleitung keinen Einfluß. Hinge die Leitungsgeschwindigkeit nämlich vom Nervenplasma ab, so müßte die Leitungsgeschwindigkeit bei der Dehnung des Nerven konstant bleiben, da der plasmatische Teil der Nervenfasern seine Länge proportional der Dehnung verändert.

3) Die Länge der Reflexlatenz und Muskellatenz ist bei *Hirudo* abhängig vom Tonuszustand der reagierenden Muskeln.

4) Die Reflexzeit beträgt bei *Hirudo* höchstens 0,003 Sekunden, ist aber wahrscheinlich geringer.

5) Die Latenz der Reflexhemmung ist bei *Hirudo* wesentlich größer als die Latenz der Reflexkontraktion. Mit anderen Worten: Tonusanstieg folgt schneller auf den auslösenden Reiz als Tonusfall.

6) Die Leitungsgeschwindigkeit der Neurofibrillen beträgt beim Blutegel 32—40 cm in der Sekunde."

Es gibt jedoch Umstände, welche den Wert der Versuche von vornherein einschränken dürften, aus denen obige Schlußfolgerungen gezogen wurden. Namentlich ist die Tatsache hervorzuheben, daß BETHE derartige Messungen am unversehrten Tiere ausführte, so daß es sich ja vielmehr um Ermittelung der gesamten Reflexzeit gehandelt hätte, als um Ermittelung einer reinen Leitungsgeschwindigkeit von Nervenfasern. Es ist aber (aus ähnlichen Versuchen an Wirbeltieren) schon bekannt, daß die Reflexzeit, besonders wenn sie durch Reizung der peripheren Sinnesorgane (wie hier eben der Fall war) ermittelt wird, selbst unter physiologischen Bedingungen eine sehr variable Größe ist, da dabei sowohl Hemmung- wie Summation-(Bahnungs-) vorgänge eingreifen können. Im vorliegenden Falle trifft dieser Einwand um so mehr zu, als BETHE fast immer faradische Reize und nicht etwa einzelne Induktionsschläge benutzte, die man sonst bei derartigen Versuchen verwendet, um den Zeitpunkt der Reizapplikation genau festzustellen.

II. Gephyreen: Sipunculus nudus.

Die Mehrzahl der Beobachtungen, die wir in bezug auf die Physiologie des Nervensystems dieses für die experimentelle Behandlung vorliegender Fragen recht geeigneten, benthonisch lebenden Meerwurmes bisher besitzen, verdanken wir J. v. UEXKÜLL (31, 32). Leider vermengte er die von ihm festgestellten Tatsachen mit zum großen Teil ganz unhaltbaren theoretischen Anschauungen und grob mechanischen Gleichnissen. Im folgenden sollen die namentlich in der ersten Mitteilung enthaltenen Tatsachen ausführlich wiedergegeben werden, ohne Berücksichtigung seiner (übrigens inzwischen schon von verschiedenen Seiten widerlegten) Theorie.

Am *Sipunculus nudus* untersuchte J. v. Uexküll vor allem die Innervation der Retractormuskeln des Rüssels. Er schreibt:

„Entsprechend dem Bedürfnisse vieler wirbelloser Tiere, das empfindliche Vorderende ihres Körpers schnell zurückzuziehen, sind bei ihnen Muskeln ausgebildet, die unabhängig von der übrigen Körpermuskulatur diesem Dienste allein vorstehen und infolgedessen Eigenschaften zeigen, die sie zum physiologischen Präparat besonders geeignet machen; sie verlaufen frei in der Leibeshöhle, sind gut innerviert und bestehen aus lauter in gleicher Richtung wirkenden kontraktilen Elementen."

Anatomie. „Die anatomischen Verhältnisse von *Sipunculus nudus* sind die denkbar einfachsten. Ein derber Hautmuskelschlauch umschließt die mit rosafarbenem Blut erfüllte Leibeshöhle. . . . Als rosa Perlschnur zieht das Zentralnervensystem oder der Bauchstrang die sonst nicht charakterisierte Bauchseite entlang, teilt sich am Vorderende, umgreift jederseits den Darm und endigt mit zwei rötlichen knopfförmigen Anschwellungen, die dorsal der inneren Körperwand dicht über dem Anfangsteil des Darmes eng verbunden aufsitzen. Sie bilden das Hirn (Oberschlundganglion). Das vorderste Viertel des Tieres ist einstülpbar und trägt infolgedessen den Namen Rüssel. Diese Bewegung wird durch vier Muskeln (Retractoren) hervorgebracht, die rückwärts vom After ringsum der Körperwand ansitzen, die ihnen als Stützpunkt dient, während ihr beweglicher Angriffspunkt der vorderste Teil des Rüssels ist.

„Vom Hirn ziehen nach vorn zahlreiche Nerven zu den Tentakeln, dem Hauptsinnesorgan des Tieres. Nach hinten treten die Darmnerven, seitlich die beiden . . . Kommissuren aus, die nach Umfassung des Darmes, sich vereinigend, den Bauchstrang liefern. Von den Kommissuren erhält jeder Retractor seinen Nerv, der als kaum sichtbarer weißer Strich dem Muskel entlang läuft. . . . Der durch die Vereinigung der linken und rechten Kommissur gebildete Bauchstrang zerfällt in zwei Teile, einen freien und einen der Leibeswand ansitzenden Teil. Der vordere, frei in der Leibeshöhle verlaufende Bauchstrang ist durch zwei seitliche Muskelbänder geschützt und entsendet in regelmäßigen Abständen lange Nerven zum Rüssel, die gleichfalls durch seitliche Muskelbänder getragen werden. Diese ganze Einrichtung gestattet dem Rüssel die größte Beweglichkeit, ohne dessen nervöse Verbindungen der Gefahr einer Zerrung auszusetzen. Der hintere Teil des Bauchstranges liegt, hauptsächlich durch seine in die Körpermuskulatur eintretenden Seitennerven fixiert, der Leibeswand leicht auf. Sein perlschnurartiges Aussehen verdankt er den regelmäßig austretenden Seitennerven, während eine innere Segmentierung nicht nachgewiesen ist. Die an gleicher Stelle entspringenden linken und rechten Nerven treffen dorsal zusammen und bilden je einen geschlossenen Kreis. Alle zusammen bilden ein System von Reifen, die in regelmäßigen Abständen senkrecht auf dem Bauchstrang sitzen, der sie alle verbindet."

Versuchsergebnisse.

a) „Die merkwürdige Verbindung der entsprechenden links- und rechtsseitigen Nerven zu einem Kreis ist nur eine scheinbare. In Wirklichkeit liegt dorsal genau dem Bauchstrang gegenüber eine scharfe Linie, bis zu der jederseits die Nerven herantreten, ohne sie zu überschreiten, so daß jede Hälfte des Stranges nur die ihr entsprechende Leibeshälfte innerviert, wie das bei allen bilateral-symmetrischen Tieren der Fall ist. Man überzeugt sich leicht von diesem Verhalten, wenn man einen Wurm dicht neben dem Bauchmark der

Länge nach aufschneidet, aufklappt und dann aufgespießt einige Stunden liegen läßt. Dann zeigt sich, daß die Körpermuskulatur der undurchschnittenen Seite bis zur dorsalen Mittellinie im normalen Tonus verharrt, während die Muskulatur der anderen Seite von da ab bis zur Schnittstelle vollkommen erschlafft ist. Wird der Bauchstrang mit Induktionsschlägen tetanisiert, so kontrahiert sich bloß die im Tonus befindliche Hälfte, während die erschlaffte nur passiv mitbewegt wird. Dies beweist, daß die motorischen Nerven die Mittellinie nicht überschreiten."

b) Zum Beweis, daß eine künstlich erzeugte Erregung sowohl rückwärts wie vorwärts mit derselben Geschwindigkeit passieren kann, führt J. v. Uexküll folgendes Versuchsergebnis an. Nach Aufschneiden des Wurmes seiner Länge nach und Entfernung des Darmes wird der Bauchstrang in der Mitte mit einem stumpfen Haken gefaßt und ohne besondere Sorgfalt von seiner Unterlage abgehoben. (Dabei reißen die feinen Seitennerven durch, der Bauchstrang selbst bleibt jedoch anatomisch wie physiologisch intakt.) Hat man mehrere Zentimeter des Bauchstranges isoliert, so schneidet man vorn und hinten ein noch innerviertes Stück der Leibeswand heraus. Diese Muskelpräparate (siehe unten Fig. 15), die unter sich durch den Bauchstrang in Verbindung bleiben, werden je mit einem Schreibhebel verbunden, die mit ihren Spitzen genau untereinander schreiben. Dann läßt man das Kymographion schnell rotieren und tetanisiert den Bauchstrag genau in der Mitte zwischen den beiden Muskelstücken. Der Effekt sind zwei gleichzeitige und gleich hohe Kurven.

c) Zur Messung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung durch den Bauchstrang benutzte v. Uexküll Bauchstrang-Retractorpräparate, indem er den Bauchstrang in drei verschiedenen Entfernungen vom Muskel tetanisierte. Er fand, daß die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im ganzen Verlauf des Bauchstranges dieselbe ist und 100—200 mm pro Sekunde beträgt.

d) Durch Vergleich der Hubhöhe der Kurven, die er durch Reizung von verschieden entfernten Stellen des Bauchstranges erhielt, fand er, daß die Erregung beim Passieren des Bauchstranges ein sehr starkes Dekrement (d. h. eine Abschwächung) erleidet. Wurde z. B. zuerst die entfernteste Stelle des Bauchstranges mit maximalen Strömen tetanisiert und dann die näheren, so war die erste Kurve die niedrigste. Das Auftreten dieses Dekrements würde nach dem Verf. den sicheren Beweis dafür liefern, daß Ganglien in die Nerven eingeschaltet sind, die einen Teil der Erregung an die Seitennerven abgeben, während nur ein Bruchteil an die nächstfolgende Ganglienzelle weitergeht.

e) Unterschiede zwischen Hirn und Bauchstrang.

Anatomisch ist bis jetzt nur der Eintritt sensibler (afferenter, von den Tentakeln kommender) Nerven in das Hirn nachgewiesen, während die motorischen Nerven für die Retractoren erst aus den Kommissuren austreten, und die motorischen Nerven für das Vorderende des Rüssels erst nach Vereinigung der Kommissuren vom freien Teil des Bauchstranges abgehen. Die Darmnerven, deren Natur noch nicht erkannt ist, scheinen auch erst von den Kommissuren, wenn auch nahe dem Hirn, abzugehen und nicht direkt dem Hirn anzugehören.

Physiologisch ist der Unterschied zwischen Hirn und Bauchstrang sehr frappant. Das Hirn ist sehr leicht mechanisch und elektrisch

reizbar, während der Bauchstrang mechanisch gar nicht und elektrisch sehr schwer erregbar ist. Allein angesichts der von C. Vogt festgestellten Tatsache, daß mit dem Hirn ein angebliches Sinnesorgan eng verbunden ist, darf man nicht ohne weiteres die leichte Erregbarkeit dem Hirne als solchem zuschreiben. Aus der Annahme jedoch, daß das Hirn seine relative Größe der Verbindung mit den zahlreichen sensiblen Tentakelnerven verdankt, leitet J. v. Uexküll (wohl mit Recht) die Berechtigung ab, dasselbe als sensibles Ganglion bezeichnen zu dürfen, gegenüber den gemischten Ganglien des Bauchstranges.

Vgl. die beifolgende Fig. 14, mit welcher Uexküll auf Grund seiner Erfahrungen eine schematische Darstellung der (sensiblen oder motorischen) Zentren von *Sipunculus* gibt. Die rein sensiblen Ganglien sind dabei weiß gelassen; die rein motorischen sind schwarz, während die gemischten Ganglien schraffiert sind. Die sensiblen Nerven sind punktiert, die motorischen und intraganglionären ausgezogen.

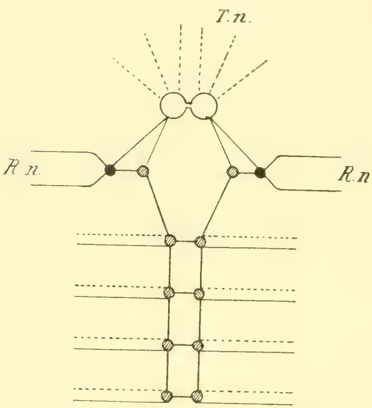


Fig. 14. Schematische Darstellung des Zentralnervensystems von *Sipunculus nudus* nach J. v. Uexküll. *T.n.* Tenkalnerven. *R.n.* Retractorennerven.

Einen weiteren physiologischen Unterschied (auf den v. Uexküll für seine theoretischen Anschauungen einen großen Wert legt) im Verhalten des Oberschlundganglions und des Bauchstranges gegenüber künstlichen Reizen erkennt er in den Eigenschaften der (isometrischen und isotonischen) Kurven der Retractormuskeln, je nachdem diese indirekt durch Reizung des Hirns oder des Bauchstranges zur Kontraktion veranlaßt werden. Es wird bei Bauchstrangreizung der Kurvengipfel erst erreicht, wenn die Hirnreizungskurve fast bis zur Abszisse wieder abgesunken ist. (Dieser Beobachtung trug v. Uexküll dadurch Rechnung, daß er in dem obigen Schema am Ursprung der Retractorennerven noch ein motorisches Ganglion einzeichnete, das außer seiner Verbindung mit der Kommissur noch in direkter Verbindung mit dem Hirn steht.)

Zur Herstellung solcher Hirn- oder Bauchstrang-Retractorpräparate verfuhr v. Uexküll folgendermaßen. Nach Eröffnung des Tieres und Entfernung des Darmes findet man die Retractoren ad maximum kontrahiert. Es ist nun unbedingt geboten, dem Tiere jetzt so lange Ruhe zu lassen, bis die Muskeln wieder vollkommen erschlafft sind. Bei Nichtbeachtung dieser Vorsichtsmaßregel läuft man Gefahr, ein Präparat zu erhalten, das nie wieder aus der Kontraktur herauskommt. Je nach Bedarf kann man drei, zwei oder einen Retractor benutzen, da sie auf den Reiz, den man dem Hirn erteilt, alle gleichzeitig antworten. Meist benutzte Uexküll nur einen Muskel. Man schneidet rings um die Ansatzstelle des gewählten Muskels den Hautmuskelschlauch durch und gewinnt dadurch einen haltbaren Angriffspunkt

für Haken und Zange. Nach sorgfältiger Durchtrennung des Bindegewebes, das den Retractor mit dem Darm resp. der POLIschen Blase verbindet, wird der Muskel bis zu seiner Ansatzstelle freigelegt. Darauf schneidet man alle übrigen Retractoren an ihrer oberen Ansatzstelle durch und läßt nur den gewünschten Muskel in seiner Verbindung mit dem Rüssel. Der Rüssel wird in $^1/_2$ cm Entfernung vom Muskel durchgeschnitten. Hierdurch erreicht man außer einer oberen bequemen Angriffsstelle des Präparates, die man am besten beim Versuch mit einer Nadel auf Kork spießt, auch noch eine Schutzvorrichtung für die Tentakeln; denn diese bleiben dann in ihrer natürlichen Lage und greifen nicht störend in den Verlauf des Versuches ein. Versucht man, die Tentakeln ganz zu entfernen, so verfällt der Muskel leicht in dauernde Kontraktur. Schließlich durchschneidet man noch die Seitennerven des freien Bauchstranges und löst damit das Rüsselende von allen nervösen Verbindungen, so daß Hirn- oder Bauchstrangreizung nicht mehr auf dasselbe einwirken kann. So ist das Präparat fertig und noch im Besitz seiner beiden nervösen Verbindungen, von denen man nach Belieben die eine oder die andere entfernen kann. v. UEXKÜLL hat nie irgendwelchen Einfluß des einen Teiles auf die Reizungserfolge der anderen Verbindung bemerkt.

Eine physiologische Eigenschaft, durch die sich das Zentralnervensystem aller Tiere von den übrigen Geweben (einschließlich der peripheren Nerven) unterscheidet, besteht in dem relativ größeren Sauerstoffbedürfnis. Diese Tatsache kann gerade am Zentralnervensystem von *Sipunculus*, dank den hier besonderen verwirklichten günstigen Bedingungen, recht deutlich festgestellt werden.

Während nämlich die höher differenzierten Tiere (Wirbeltiere und Wirbellosen) ein gesondertes Blutgefäßsystem in ihrem Körper und einen im Blut befindlichen und mit ihm kreisenden respiratorischen Farbstoff (Hämoglobin, Hämocyanin etc.) als Sauerstoffüberträger besitzen, tritt bei *Sipunculus* kein wahres Blutgefäßsystem auf, und die Flüssigkeit, welche dem Blute der übrigen Tiere entspricht, wird hier von der Cölomflüssigkeit dargestellt. In dieser Flüssigkeit kommt in der Tat auch ein respiratorischer Farbstoff (Hämerythrin) vor. Außerdem ist aber gerade das Zentralnervensystem (Bauchmark) besonders reichlich mit diesem Farbstoff versehen, so daß dieser durch seine rötliche Farbe das Organ äußerlich kenntlich macht (vgl. oben p. 130). (Bei Würmern, bei denen ein gesondertes Blutgefäßsystem vorkommt, scheint andererseits das Zentralnervensystem besonders reichlich mit Blutgefäßen versorgt zu sein, wie z. B. beim Blutegel, bei welchem der Bauchstrang in ein weites Blutgefäß eingehüllt ist.)

Daß der Farbstoff, mit dem die Zentren beladen sind, wirklich der Aufgabe dient, dieselben mit Sauerstoff zu versorgen, wird durch folgende Versuchsergebnisse nachgewiesen (BAGLIONI, 1).

Wird ein normaler *Sipunculus* in einen luftfreies Seewasser enthaltenden Glaszylinder eingeschlossen und darin so lange gehalten, daß er zu ersticken beginnt, so beobachtet man, daß das normalerweise tief rosarot gefärbte Bauchmark vollkommen farblos geworden, ebenso wie die sonst rosa gefärbte Cölomflüssigkeit eine weißliche Farbe angenommen hat. Das reduzierte Hämerythrin verliert eben die rötliche Färbung des sauerstoffhaltigen Farbstoffes. In Berührung mit der Luft nehmen sowohl die Cölomflüssigkeit wie das Bauchmark ihre gewöhnliche Rosafärbung wieder an. Zugleich kehrt die Reflextätigkeit wieder zurück.

Wie aus der beifolgenden Abbildung (Fig. 15) ersichtlich ist, wurden, behufs Herstellung eines günstigen Reflexpräparates, zwei voneinander weit entfernte Stücke des längs geöffneten Muskelschlauches vom übrigen Körper derart herausgeschnitten, daß sie miteinander nur durch das isolierte Bauchmark noch verbunden waren. Auf Druckreizung (mit einer Pinzette oder einem Stabe) des einen Stückes reagiert nicht allein das gereizte, sondern auch das unberührte Stück mit einer Kontraktion, und zwar ebenso gut in ab- wie in aufsteigendem Sinne, d. h. es antwortet *A*, wenn *B* gereizt wird, und umgekehrt. Die dabei erfolgenden Bewegungen sind in der Regel peristaltischer Natur und bewirken, daß die zu dem Bauchmark senkrecht stehenden Ränder sich erheben und gegenseitig zu einem Ringe annähern. Diese Bewegungen entsprechen den Bewegungen der Verkürzung des ganzen normalen Tieres. Offenbar sind sie reflektorisch, durch die Tätigkeit der Bauchmarksganglienzellen vermittelt, da ja anatomisch feststeht, daß es keine Nervenfasern gibt, die ohne Einschaltung zentraler Gebilde von den peripheren Sinnesorganen von *A*, bezw. *B* zu den Muskeln von *B*, bezw. *A* laufen.

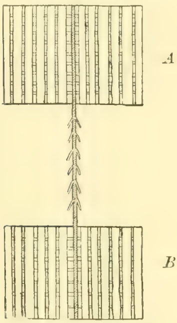


Fig. 15. *Sipunculus nudus* (nat. Größe, schematisch). Zwei ausgeschnittene Stücke des Körpermuskelschlauches, längs geöffnet und vom Bauchmark noch untereinander verbunden.

24 Stunden später, während deren es in einer Schale mit wenig Seewasser gelegen hatte, war die Reflextätigkeit des Präparates noch erhalten. Hierbei konnte folgendes beobachtet werden. Ein Teil des zwischen den beiden Muskelstücken laufenden Bauchmarks lag tief im Wasser, während der übrige Teil sich auf der Wasseroberfläche in direkter Berührung mit der Luft befand; ein Muskelstück lag auf der Oberfläche des Wassers vollkommen ausgestreckt, das andere hingegen zu einem Ringe gerollt. Der erste im Wasser liegende Bauchmarkteil, ebenso wie der in dem gerollten Muskelstücke befindliche waren (offenbar infolge der ungünstigen Bedingungen des Gasaustausches) vollkommen farblos geworden, im Gegensatz zu den übrigen Bauchmarkteilen, die in direkter Berührung mit der Luft gestanden hatten und tiefrosa gefärbt waren. Auch die farblos gewordenen Teile nahmen aber nach wenigen Minuten ihre normale Rosafärbung wieder an, nachdem sie in freie Berührung mit der Luft gebracht worden waren (Baglioni, 1).

C. Tunikaten.

Ascidien.

Gerade an den zuerst von Loeb (23) ausgeführten Untersuchungen an *Ciona intestinalis* läßt sich deutlich der Nachweis führen, daß man, wie oben (p. 17) hervorgehoben wurde, bisher beim Studium der allgemeinen Eigenschaften des Nervensystems dieser niederen Tiere nicht streng logisch vorgegangen ist. Man ging dabei nämlich von der unbewiesenen Voraussetzung aus, daß hier die einfachsten Lebenserscheinungen (Reflexe) der Zentren vorliegen, einfach deswegen, weil hier das ganze Zentralnervensystem anatomisch auf ein Ganglion reduziert ist. So geschah es, daß man zu Analyseversuchen schritt, ehe man ein möglichst erschöpfendes Bild der Leistungen des Nervensystems gewonnen hatte, und auf Grund eines viel zu beschränkten Tatsachenmaterials allgemeine Theorien über die Funktionen des

Nervensystems aufstellte, die sich als verfrüht, wenn nicht durchaus irrig erwiesen haben. Zunächst müssen wir den ganzen Umfang der Leistungen (d. h. der Lebenserscheinungen) des Nervensystems kennen lernen, erst dann können wir zu allgemeinen theoretischen Anschauungen über seine Funktionen zu gelangen suchen.

Morphologische Vorbemerkungen. Der Hautmuskelschlauch, dessen Muskulatur aus einer äußeren vorwiegend längsgerichteten und einer inneren vorwiegend zirkulär gerichteten Schicht breiter voneinander getrennter Faserzüge besteht, ist von einem Cellulosemantel umgeben. Sein oberer Abschnitt endet mit zwei Siphonen, einem größeren, der die Mundöffnung (Ingestionsöffnung), und einem kleineren, der die Egestionsöffnung trägt. Die Muskelfasern setzen sich in die Siphonen fort, wo die Längsfaserschicht sich verdoppelt und die Ringfaserschicht umfaßt, so daß diese nunmehr als starker Sphinkter zwischen eine äußere und eine innere Längsschicht zu liegen kommt.

Im Winkel zwischen dem Mund- und Aftersipho liegt das Zentralnervensystem, auf ein langgestrecktes Ganglion reduziert, welches als ein weißer kleiner Knoten von außen mitunter deutlich zu erkennen ist. Es ist ein typisches Evertebratenganglion (außen vorwiegend Zellen, innen Fasermassen). Es entsendet sowohl nach vorn wie nach hinten je ein paar Nervenstämme, die sich unmittelbar nach ihrem Austritte verzweigen und sich nach den Siphonen, der übrigen Muskulatur, sowie den inneren Organen begeben. (Neben dem Ganglion besitzen die Ascidien noch einen anderen eigenartigen Teil eines zentralen Nervensystems, den Ganglienzellstrang, welcher auch vom embryonalen primären Neuralrohre herstammt, dem jedoch sehr wahrscheinlich beim erwachsenen festsitzenden Tiere nur die Bedeutung eines Rudiments zukommt, und der jegliche Funktion verloren haben dürfte, die er sicher bei der freischwimmenden Ascidienlarve besaß.)

Vom peripheren Nervensystem wissen wir wenig. Bei den meisten Ascidien sollen die Nerven (fast) ganglienzellenfrei verlaufen. Bei *Ciona intestinalis* jedoch finden sich alle Nerven, zum Teil bis in die feinsten Verzweigungen hinein, von Zellen begleitet. Nach H. Jordan (19) gibt es ferner auf Grund morphologischer Befunde Hunters innerhalb des Hautmuskelschlauches ein echtes Nervennetz.

Sinnesorgane. Differenzierte Sinnesorgane kommen (auch hier im Gegensatz zu den freischwimmenden Larven) den erwachsenen festsitzenden Tierformen kaum mehr zu. Am Rande der Siphonen befinden sich kleine Pigmentflecken (sogenannte Ocellen), von denen man jedoch nicht weiß, ob sie wirklich lichtempfindlich sind. Der Flimmergrube, die sich nahe dem Mundsipho befindet und reich innerviert ist, wurde die Funktion eines chemischen Sinnesorgans zugeschrieben, wiederum bisher ohne physiologische Belege. Auch Tastzellen wurden verschiedentlich beschrieben. Tatsächlich hat man bisher (wie wir gleich sehen werden) Druckreize (Berührung etc.) sehr wirksam gefunden.

a) Der Schutzreflex. Die verschiedenen künstlich angebrachten (mechanischen, elektrischen, chemischen) Reize, die diesen Reflex auszulösen vermögen, haben das gemeinsam, daß sie alle in die Reihe der schädigenden Reize gehören. Dementsprechend läßt der Reflex den Zweck leicht erkennen, das Tier der Einwirknng dieser Reize zu entziehen. Er besteht in einem raschen Schluß beider bis dahin zum Ein- und Austritt des die Atemgase und die Nahrung enthaltenden Wassers weit geöffneten Siphonen, während sich zugleich der ganze Körper zusammenzieht. Die wirksamen Reize können an irgendeiner Stelle des vorderen Abschnittes (namentlich aber eines Sipho) angebracht werden, der Reflex kommt immer prompt zustande.

Loeb, der zuerst diesen Reflex untersuchte (23), machte nun die merkwürdige Beobachtung, daß das Zustandekommen dieses Reflexes nicht an die Anwesenheit des Ganglion gebunden sei. „Ich entfernte (schreibt er) bei einer Reihe von Cionen das Ganglion. Unmittelbar nach der Operation, gewöhnlich etwa 24 Stunden lang, blieben die Tiere maximal kontrahiert. Dann streckten sie sich wieder aus. Zu meiner großen Ueberraschung aber fand ich, daß der typische Reflex der Tiere auch nach der Enthirnung weiter besteht: Läßt man nämlich einen Tropfen Wasser auf ein solches Tier fallen, so löst dieser Reiz wieder den typischen Reflexakt aus, wie beim normalen Tier." Der einzige Unterschied bestünde darin, daß die normalen Tiere eine höhere Reizbarkeit (durch die Fallhöhe der Tropfen bestimmt) aufweisen. In diesem Verhalten erblickt Loeb einen entscheidenden Beweis für seine Vorstellung von der fundamentalen Funktion der Zentren. „Das Wesentliche . . . (schließt er), das der Versuch lehrt, ist der Umstand, daß der ‚Reflex‘ der Ascidie nicht durch geheimnisvolle Mechanismen im Ganglion bestimmt ist, sondern lediglich durch die Anordnung der peripheren Muskeln des Tieres; und daß das Ganglion wie überhaupt das Zentralnervensystem nur die Rolle einer empfindlicheren und besseren Reizleitung spielt." Im Falle der „enthirnten" Ascidie würde nach Loeb die Erregungsleitung von Muskelzelle zu Muskelzelle stattfinden.

Auch dieses Argument wurde aber später durch die folgenden genaueren Untersuchungen entkräftet. So fand Magnus (24) bei Nachprüfung des obigen Versuches, „daß Exstirpation des Ganglions den ‚Reflex‘ der Ascidie aufhebt und nur noch lokale Reaktion übrig läßt", die wohl von der direkten Erregbarkeit der Muskulatur für äußere mechanische Reize bedingt wird.

Nur wenn man unvorsichtig die ganze Muskulatur — wie Loeb bei seiner Reizmethode immer tat — direkt reizt, findet Schluß beider Siphoöffnungen statt. „Aus dem Angeführten (sagt Magnus) ergibt sich, daß eine Reizübertragung von einer Körperseite auf die andere, von einem Sipho auf den anderen nach Entfernung des Ganglions nicht mehr eintritt, und daß, wenn der Reflex scheinbar zustande kommt, daran stets direkte mechanische Reizung der sich kontrahierenden Seite schuld ist."

A. Fröhlich (12) unterzog das Verhalten „enthirnter" Cionen einer noch sorgfältigeren Untersuchung und fand tatsächlich noch weitere Unterschiede. „Bringt man operierte Cionen in ein flaches Gefäß, so liegen sie lang ausgestreckt ruhig da; die Siphonen klaffen weit. Berührt man vorsichtig einen Sipho, so schließt er sich, wobei jedoch Retraktion des Sipho ausbleibt, wofern man eine Erschütterung des ganzen Tieres vermeidet. Aber alsbald öffnet sich der Sipho wieder und steht in der Regel nach einigen Sekunden wieder weit offen. Selbst wenn man den Rand eines Sipho zwischen den Branchen einer Pinzette andauernd tüchtig klemmt, erfolgt die Oeffnung des Sipho wieder, wenngleich der Druck der Pinzette ungeschwächt fortdauert, wofern nur eine Erschütterung des Tieres vermieden wird. In ähnlicher Weise kann man sogar Einschnitte in einen Sipho machen. Ein normales Tier würde selbstverständlich auf derartige Reize mit heftigster Retraktion der Siphonen und maximaler andauernder Kontraktion des ganzen Tieres antworten."

Ein normales Tier verharrt ferner in dem Kontraktionszustand

mit fest verschlossenen, mitunter ganz unsichtbaren Siphonen längere Zeit, auf einen stärkeren Reiz oft 1/2 Stunde und mehr. Auch eine operierte Cione kontrahiert sich auf sehr brüske Reize schließlich in ähnlicher Weise, aber stets wird man nach sehr viel kürzerer Zeit das Tier wieder lang ausgestreckt mit weitgeöffneten Siphonen antreffen.

Nach Entfernung des Ganglions tritt ferner eine sehr beträchtliche Herabsetzung des Muskeltonus ein. Es kann dies unter Umständen schon kurze Zeit nach der Operation hervortreten, indem die Siphonen lang und schlaff erscheinen und passiv in jede Lage gebracht werden können, ohne daß das Tier darauf reagiert.

An operierten Tieren fand er ferner eine erhöhte (vielleicht durch die von Hunter (16) entdeckten peripheren Nervenelemente vermittelte) Reflexerregbarkeit auf schwache mechanische Reizung der Ringmuskulatur, eine Erscheinung, die Fröhlich auf den Wegfall einer Regulation (d. h. Hemmungswirkung) seitens des Ganglions zurückführt.

„Rekapitulieren wir das Verhalten der *Ciona intestinalis* (so faßt Fröhlich seine Beobachtungen zusammen) nach Entfernung des Zentralganglions, so zeigt sich 1) Herabminderung des Tonus; 2) Erlöschen des echten Reflexes; 3) Herabsetzung der Sensibilität; 4) Hervortreten der Ringmuskelkontraktion; 5) stärkere Fortpflanzung der Muskelkontraktion nach Applikation eines lokalen Reizes.

Die Aehnlichkeit des Gesamtbildes mit dem nach Ausschaltung des Zentralnervensystems (z. B. Rückenmarksdurchschneidung) bei höheren Tieren drängt sich ohne weiteres auf . . . .

Es kann demnach absolut nicht zugegeben werden, daß, wie Loeb es meint, die Ascidien uns helfen können, falsche Anschauungen über die Bedeutung der Ganglien des Zentralnervensystems höherer Tiere loszuwerden.

Es spiegelt wohl im Gegenteile gerade die enthirnte *Ciona intestinalis* in vielen wesentlichen Zügen das Verhalten sehr viel höher stehender Tierklassen wieder."

H. Jordan (19) bestätigte im wesentlichen die Beobachtungen von Magnus und A. Fröhlich. Denn nach Abtragung des Ganglions fand auch er, daß es gelingt, den Ingestionssipho (der normalerweise der reizbarere zu sein scheint) zu reizen, „daß er sich schließt, ja zuweilen, daß er und ein Teil des Rumpfes sich retrahiert, ohne den Ejektionssipho überhaupt in Mitleidenschaft zu ziehen. Hierbei ist es gleichgültig, ob man elektrisch, chemisch oder mechanisch reizt. Damit ist bewiesen, daß durch unseren Eingriff die Kommunikation zwischen beiden Siphonen in weitgehendem Maße gestört ist; wahrscheinlich aber hat das Ganglion diese Verbindung hergestellt." [Auch T. Kinoshita (23a) fand neuerdings im wesentlichen dasselbe.]

So viel bezüglich des Schutzreflexes, den Jordan (ebenso wie den folgenden Ejektionsreflex) als individuellen Reflex (vgl. unten) den hauptsächlich vom peripheren Nervennetze vermittelten generellen Reflexen gegenüberstellt. An enthirnten Cionen glaubt er aber auch letztere Reflexe gefunden zu haben. „Tatsächlich (schreibt er) ist es mir in einer ganzen Anzahl von Fällen gelungen, den großen Sipho so nachhaltig zu reizen, daß man die Ausbreitung der Erregung erst auf den Sipho selbst, dann auf den Rumpf und endlich auf den kleinen

Sipho verfolgen konnte. Dieser schloß sich und zog sich zurück .... Was ich da erzielt habe, ist der Schutzreflex nicht, sondern nur das Eintreten eines bislang unbeobachteten Teiles des generellen Reflexes. Der echte Schutzreflex charakterisiert sich durch blitzschnelles Schließen beider Siphonen, neben dem Retraktion eintreten kann, aber nie geht diese dem Schluß voraus. Der echte Reflex zeigt eine feine Abtönung der Einzelbewegungen gegeneinander, denen eine entsprechend individualisierte Anordnung der Bahnen mit ihren bestimmten und relativ großen Leitgeschwindigkeiten entspricht, und diese Bahnen laufen mit größter Wahrscheinlichkeit durch das Ganglion. Das Netz aber gehorcht den generellen Gesetzen: langsame Ausbreitung der Erregung überall hin, mit starkem Dekrement."

Er widerspricht ferner auf Grund seiner Beobachtungen der Annahme Fröhlichs, daß im Ganglion regulatorische Apparate für die Ausbreitung der Erregung enthalten seien.

Diese Untersuchungen, die Jordan als „qualitativ" bezeichnet, besitzen für ihn jedoch eine untergeordnete Bedeutung gegenüber den unten zu besprechenden „quantitativen".

b) Der Ejektionsreflex. H. Jordan beschreibt diesen von ihm beobachteten Reflexakt folgendermaßen. „Schluß eines Sipho, schnelle Kontraktion aller Muskeln, Offenbleiben des anderen Sipho (meist, aber nicht immer, des Analsipho). Dieser Reflex dient zum Herausschleudern von Fremdkörpern, Wasser, Kot usw. und mag Ejektionsreflex heißen. Die Ursache der Erscheinung ist nicht zweifellos geklärt. Sie mag durch den Reiz verursacht werden, den die betreffenden Fremdkörper ausüben. Ich habe sie aber besonders häufig beobachtet, wenn ich normale Tiere in kleinen Wasserquanten längere Zeit hielt. Möglich, daß dann der Reflex eine dyspnoische Erscheinung ist, deren Bedeutung dann leicht verständlich wäre."

Jordan hat leider nicht die Bedingungen des Auftretens dieses eigentümlichen und recht koordinierten Reflexaktes näher untersucht. Er hat selbst versäumt, festzustellen oder jedenfalls anzugeben, wie sich dieser Reflex bei Ganglionabtragung ändert. Es sei jedoch erlaubt, im folgenden einige theoretische Betrachtungen daran anzuschließen. Der Reflex hat offenbar eine auffällige Aehnlichkeit mit einigen an Fischen verschiedentlich beobachteten Atemreflexen (sogenannte Expulsiv- oder Ausspeireflexe), die ebenfalls dazu dienen, in die Mund- oder Kiemenhöhle gelangte Fremdkörper zu entfernen. Es scheint also, daß auch hier der wirksame Reiz von einem schädigenden mechanischen, namentlich (Druck-)Reiz (Fremdkörper) dargestellt wird, der auf eine Stelle der inneren Oberfläche der Mund- oder Kiemen- oder Afterhöhle einwirkt. Der obige Schutzreflex würde durch dieselben Reize ausgelöst, die aber auf einer Stelle der äußeren Oberfläche des Körpers einwirken. Der (auch bei den Fischen nachweisbare) Umstand, daß der Ejektionsreflex an dyspnoischen Tieren häufiger zu beobachten ist, wäre vielleicht dadurch zu erklären, daß sich die Tiere im ersten Stadium dieser Versuchsbedingungen in einer erhöhten Reflexerregbarkeit befinden. Es ist aber auch nicht ausgeschlossen, wenn auch wenig wahrscheinlich (wäre jedoch experimentell leicht festzustellen), daß diese Ejektionsreflexe den wahren Atembewegungen der höheren Wassertiere entsprächen. Dieser Möglichkeit scheint H. Jordan nach dem Angeführten zuzuneigen.

Zur Erkenntnis der fundamentalen Eigenschaften des Ganglions und des peripheren Nervennetzes glaubte ferner H. JORDAN durch folgende Versuche und Erörterungen gelangen zu können. Die Methodik bestand ebenso wie bei seinen Untersuchungen an Schnecken (vgl. unten) und an Actinien (vgl. oben p. 53 f.) im wesentlichen darin, vergleichend festzustellen, wie sich das normale und das enthirnte, mit einer von ihm ersonnenen Hebelgewichtwage (20) oder mit einer gewöhnlichen isotonischen Schreibhebelvorrichtung verbundene Tier gegenüber den künstlichen (elektrischen) Reizen verhält, wie seine Reizbarkeit durch Wärme oder Vergiftung (Kokainisierung) des Ganglions und wie sein Tonus durch niedrige oder hohe Belastung, unmittelbar oder längere Zeit nach der Ganglionabtragung, durch Entlastung oder durch Kokainisierung beeinflußt wird.

Als Ausgangs- oder Vergleichungspunkt dienten ihm hierbei die von ihm unter Anwendung derselben Methodik an Schnecken gewonnenen Ergebnisse und Anschauungen. Zum besseren Verständnis seiner Schlußfolgerungen müssen wir jedoch zunächst die in der Einleitung der vorliegenden Abhandlung (19) geäußerten und allgemeine Gültigkeit beanspruchenden Annahmen JORDANs kennen lernen, die hauptsächlich auf seiner „fundamentalen“ Einteilung aller Tiere in „reflexarme“ und „reflexreiche“ fußen. „Letztere (schreibt er) besitzen ein in jeder Beziehung reichgegliedertes Nervensystem. Viele und vielerlei Rezeptoren übertragen je nach Ort und Art verschiedene Reize auf den großen Rangierbahnhof, Zentralnervensystem genannt.

Hier wird die durch jenen Reiz bedingte Erregung, je nach lokaler oder quantitativer Beschaffenheit, auf eine zentrifugale Bahn geleitet. Auf Grund einer ganz bestimmten Anordnung aller dieser Wege sowie der Effektoren erfolgt jeweilig eine Bewegung, die eben gerade erfolgen soll. Dadurch erhalten wir das verwirrend komplizierte Bild der stereotypen ‚Handlungen‘ bei den Wirbeltieren, von den nicht stereotypen gar nicht zu reden.

Diese Vorgänge sind bezüglich Bahn und Zentrum streng lokalisiert, jede Unterbrechung der Bahn, jede Verletzung des Zentrums bedingt Sistieren der Bewegung usw. Es ist überflüssig, diese vollauf bekannten Tatsachen darzustellen. Jeder dieser Reflexe ist anatomisch wie physiologisch einem echten Organe recht wohl vergleichbar, deren z. B. jedes Wirbeltier eine beträchtliche Anzahl besitzt.

Ganz anders die ‚reflexarmen‘. Gewiß besitzen auch sie derartige typische Reflexe, Organe mit individuell bestimmten Bahnen, Zentren und Empfangs- wie Erfolgsapparaten. Allein, es sind solcher Einrichtungen nicht viele; und was noch wichtiger ist: es spielen typische, d. i. individuelle Reflexe, im Verhältnis zu einer anderen Gruppe von Bewegungen, keine große Rolle.“ Als Beispiele solcher individuellen Reflexe an *Helix* werden der Schattenreflex (wenn ein Schatten plötzlich auf eine kriechende *Helix* fällt, fährt sie zurück) und der Aufstehreflex angeführt. „Es erscheint mir jedoch (fährt JORDAN fort) zweifelhaft, als sei man berechtigt, auf diesem Wege große Aufschlüsse über den Gesamtlebensvorgang des Tieres zu erwarten.“

Gegen diese Beweisführung JORDANs ist aber sofort einzuwenden, daß sie eine typische petitio principii darstellt. Denn abgesehen von seiner willkürlichen Vergleichung des physiologischen Begriffes einer Reflexeinheit mit dem morphologisch wohl bestimmten Begriff eines Organs, mußte er zunächst experimentell nachweisen, erstens daß die „reflexarmen“ Tiere nicht viele typische Reflexe besitzen, und zweitens daß dieselben keine große Rolle spielen. Erst dann konnte seine letzte Vermutung eine gewisse Berechtigung beanspruchen. Die Ansicht, daß diese niederen Tiere wenige Reflexe besitzen, rührt davon her, daß man sie bisher nicht genau daraufhin untersucht hat. Tatsächlich haben wir gesehen, daß man desto kompliziertere und reichere Vorgänge dieser Art feststellen konnte, je sorgfältiger und zweckmäßiger man die Reflexe dieser Tiere erforschte. Die obigen Annahmen JORDANs sind also, meiner Ansicht nach, unbegründet oder wenigstens

verfrüht. Trotzdem seien hier seine weiteren Ausführungen erwähnt, die ihrerseits im allgemeinen an demselben logischen Fehler leiden, daß aus einigen spärlichen, mitunter oberflächlich beobachteten Tatsachen allgemeine Gültigkeit beanspruchende Schlußfolgerungen abgeleitet werden.

„Eine andere Einrichtung tritt an Stelle des individuellen Reflexes. Auch die zu besprechenden Erscheinungen nennt man Reflexe, da sie deren allgemeinen Gesetzen gehorchen: Erzeugung von Erregung im Empfangsorgane, Leitung durch Nerven und zentrales Nervengewebe (Ganglien- oder Nervennetze), Uebertragung der Erregung auf die Erfolgsorgane. Allein, wo auch immer die Erregung entstehen, wo sie geleitet, wo sie in dynamische Wirkung umgesetzt werden mag, ist gleichgültig. Stets läuft der Reflex in gleicher Weise ab, nur eben an einer anderen Stelle der mehr oder weniger undifferenzierten Oberfläche des Tieres.

Den Reflexen wie den sie leistenden anatomischen Gebilden fehlt Individualität, es kommt ihnen Generalität, oder, wie Bethe sagt, ‚Ubiquität' zu. Das sind aber Eigenschaften, welche sie in offenkundigen Gegensatz stellen zu den individuellen Reflexen der reflexreichen Tiere."

Als Beispiel solcher „generellen" Reflexe betrachtet er die bekannten lokomotorischen Wellenbewegungen, die jeder Teil des Fußes einer *Limax* (vgl. unten), auch wenn er ausgeschnitten ist, auszuführen vermag. „Aber mehr noch (fügt er hinzu): Auch über jene feinen Wülstchen oder Kannelierungen des Rückens einer *Helix* laufen gelegentlich kleine peristaltische Wellen, die an dieser Stelle für das Tier keinerlei ökonomische Bedeutung haben . . . Von einem individuellen Reflexorganismus [1]), wie ihn etwa unser Gehen zur Voraussetzung hat, ist hier keine Rede. Er wäre auf die Gehwerkzeuge beschränkt, setzte sicherlich die Integrität des gesamten in Frage kommenden Apparates voraus, so gut wie differenzierte Gehwerkzeuge."

Ja, es sind nach Jordan sogar diese generellen Reflexe, denen das „reflexarme" Tier fast alle Mannigfaltigkeiten seiner Leistungen verdankt. Hierhergehörige Erscheinungen wären dann: „1) der einfache Reflex als Antwort auf konkrete Reizung des Tieres; 2) die Rhythmen; 3) der Muskeltonus, den wir, wenn auch nicht ganz ohne Hypothese, in letzter Linie auf eine Art reflektorischer Muskelbewegungen zurückführen können." Diese Leistungen würden durch die Tätigkeit eines anatomisch undifferenzierten Nervensystems, nämlich des Nervennetzes Bethes, zustande kommen. „Es schalten sich also undifferenzierte, aus Ganglienzellen und leitenden Elementen bestehende Gebilde zwischen Empfangs- und Erfolgsorganen ein und übertragen die Erregung ohne jede Individualisierung des hier benutzten Weges. Erfolgt auf den Reiz in einem Punkte nur Reaktion der umliegenden Muskelgruppen, so liegt das daran, daß die Erregung durch das Geleitetwerden in den Netzen ein derartiges Dekrement erfährt, daß sie fernere Muskelgruppen nicht mehr zur Kontraktion zu bringen vermag."

Auch hier ist zu bemerken, daß dieser Satz höchstens für die von Jordan freilich allein berücksichtigten, durch künstliche schädliche (unadäquate) Reize ausgelösten Bewegungen gilt, und gar nicht für die durch adäquate (vgl. z. B. die obigen [p. 42 f.] durch Nahrungsstoffe an Actinien) hervorgerufenen recht koordinierten, zweckmäßigen und komplizierten echten Reflexe.

Jordan bezeichnet nun als System erster Ordnung das letzterwähnte „undifferenzierte" System, das also aus Nervennetz und Muskeln zusammengesetzt ist. Es kann auch allein (vgl. die Actinien, p. 53) bestehen, sowie auch zusammen mit einem differenzierten Nervensystem (Ganglien), wie es bei den Schnecken und bei den Tunicaten der Fall ist. Nach Jordan sollte dann das letztere differenzierte

1) Für Jordan scheinen demnach die Bezeichnungen: Organe, Organismus und Vorgang gleichbedeutend zu sein.

Nervensystem nur die Aufgabe besitzen, die drei oben genannten Leistungen des Systems erster Ordnung „quantitativ zu regulieren". Diese Regulation experimentell nachzuweisen, bildet das Hauptziel aller seiner auf verschiedene Tiere ausgedehnten Untersuchungen. Nach ihm sollten die Medusen (und die Seeigelstacheln) freilebende Systeme erster Ordnung darstellen (was aber wiederum eine unbegründete Behauptung ist, denn wir haben schon gesehen, daß auch von diesen Tieren schon jetzt eine Anzahl „individueller" Reflexe bekannt ist). Dann kommen die Schnecken, welche ein höheres Stadium darstellen, bei dem alle Funktionsgattungen durch ein zentrales Nervensystem reguliert werden. Bei ihnen „sind zwei regulatorische Systeme dieser Art vorhanden: das Pedalganglion reguliert den relativen Verkürzungszustand der Muskulatur . . . und dessen langsame Aenderungen als Reaktion auf veränderte äußere Bedingungen. Dem ‚Cerebralganglion' aber untersteht in gleicher Weise die Bewegung (Reizbarkeit, d. h. Reflexe und Lokomotion).

Die Frage (fügt er hinzu) nach einem Zwischenstadium zwischen Medusen und Schnecken veranlaßte mich, den Ascidien meine Aufmerksamkeit zuzuwenden. Denn diese Tiere besitzen einen Hautmuskelschlauch, daneben Zentralnervensystem; aber nicht wie die Schnecken zwei, sondern ein Ganglion. Es galt die Frage zu lösen: Hat das Ganglion von *Ciona* eine derjenigen des Zentralnervensystems der Schnecken analoge Funktion, und wie verhält sich jenes eine Ganglion zu diesen zweien?"

Die Antwort, die JORDAN aus seinen unter Anwendung der oben erwähnten Methodik ausgeführten Versuchen ableitet, lautet wörtlich folgendermaßen:

„*Ciona intestinalis* ist ein durchaus nach dem Typus der ‚reflexarmen' Tiere gebautes Geschöpf. Einige wenige (individuelle) Reflexe sind anatomisch an das Zentrum gebunden; vor allem an eine bestimmte Verknüpfung der Bahnen im Zentrum. Allen übrigen Reaktionen[1]) kommt Ubiquität zu; wählen sie auch in der Norm die langen Bahnen zum Wege, so laufen sie qualitativ doch in der gleichen Weise ab, wenn diese Bahnen ihnen abgeschnitten sind. Sie beanspruchen also, im Gegensatz zu den individuellen Reflexen, keinerlei anatomische Differenzierung ihres Weges. Denn über solche Differenzierung verfügen die ihnen genügenden Nervennetze in keiner Weise.

Diese ‚generellen' Reflexe[2]) unterscheiden sich nach Ganglienexstirpation freilich quantitativ von der Norm, d. h. sie haben eine höhere Schwelle. Doch das beweist nur, daß für die Nervennetze von *Ciona* die nämlichen Gesetze gelten, wie für diejenigen anderer reflexarmer Tiere, sie leiten schlechter, als die ‚langen Bahnen', sie leiten mit Dekrement.

So stellt denn der Hautmuskelschlauch von *Ciona* ein ‚System I. Ord.' dar, vergleichbar einerseits der Meduse (wahrscheinlich wenigstens), andererseits dem Hautmuskelschlauch der Schnecken.

Zu diesem System I. Ord. tritt das Ganglion. Es übernimmt zwar die Leitung der Reflexe, ihnen den besseren Weg bietend, beeinflußt sie aber in keiner Weise unmittelbar. Denn als wir die Bahnen reizten, da war es gleichgültig, ob das Ganglion vorhanden war oder nicht: stets erhielten wir gleiche Ausschläge bei gleicher Reizschwelle. Das Cerebralganglion der Schnecke hingegen hat einen durchaus entscheidenden Einfluß auf die Reizbarkeit in jedem Sinne . . . Das Ganglion von *Ciona* übt hingegen volle Herrschaft über den Tonus der Muskulatur aus... Schon unmittelbar nach Enthirnung zeigt *Ciona* vermehrten Widerstand gegen Belastung. Doch allmählich erst steigt der Tonus an, und ein auffallendes Uebermaß läßt sich erst nach Tagen nach-

1) Das sind lediglich die oben erwähnten Erscheinungen der durch künstliche elektrische Reizungen herbeigeführten Muskeltätigkeit, für deren Vermittlung jedoch irgendein Eingreifen des Zentralnervensystems höchst fraglich ist, so daß die folgenden Ausführungen die Eigenschaften der Zentren kaum berühren.

2) Vgl. obige Note.

weisen... Kurz das Cionenganglion ist in jeder Beziehung funktionell dem Pedalganglion der Schnecke analogisierbar.“ Dies sind die Schlußfolgerungen, die Jordan aus seinen Versuchsergebnissen zog, losgelöst von den naiven und unhaltbaren Vorstellungen der Tonusmenge, des Tonusausgleiches etc. (die Jordan von Uexküll übernimmt).

Daß man aber selbst den obigen Schlußfolgerungen nicht ohne weiteres zustimmen kann, ergibt sich zur Genüge aus den vorstehenden kritischen Bemerkungen. Der Grundfehler, mit dem die obigen Ausführungen Jordans, meiner Ansicht nach, behaftet sind, besteht eben darin, daß er die wirklichen, auf adäquate Reize hin unter möglichst normalen Verhältnissen auszulösenden Tätigkeitserscheinungen (Reflexe) gar nicht kennt. Anstatt dieser verwertet er zum Ausbau seiner Hypothesen nur einige spärliche, durch künstliche Reize unter ganz abnormen Bedingungen herbeigeführte Erscheinungen. In dieser Hinsicht steht er Uexküll am nächsten, dem er auch sonst gefolgt ist.

Deswegen muß auch seine Grundeinteilung aller Tiere in „reflexreiche“ und „reflexarme“ als unbegründet betrachtet werden.

Wie wir sehen werden, besteht der fundamentale Unterschied zwischen „höheren und niederen“ Tierformen, vom Gesichtspunkte der Funktionen des Zentralnervensystems aus, darin, daß man, je höher man in der Tierleiter aufsteigt, desto komplizierteren Sinnesorganen und dementsprechend desto komplizierteren Sinneszentren begegnet. Die Tiere werden somit immer mehr befähigt, die verschiedensten äußeren Wirkungen (Energieformen) der Umgebung wahrzunehmen und darauf zu reagieren. Dadurch entsteht natürlich eine immer mehr zunehmende Mannigfaltigkeit und Kompliziertheit ihres Reflexlebens. Höchstens aus diesem Grunde könnte man von „reflexreichen“ und „reflexarmen“ Tieren sprechen.

Literatur.

Würmer.

1. **Baglioni, S.**, *Ueber das Sauerstoffbedürfnis des Zentralnervensystems bei Seetieren. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 5 (1905), p. 415—434.*
2. **Bardeen, Ch. R.**, *On the physiology of the Planaria maculata, with especial reference to the phenomena of regeneration. The Amer. Journ. of Physiol., Vol. 5 (1901), p. 1—55.*
3. — *The function of the brain in Planaria maculata. Ebenda, p. 175—179.*
4. **Bethe, A.**, *Ein neuer Beweis für die leitende Funktion der Neurofibrillen, nebst Bemerkungen über die Reflexzeit, Hemmungszeit und Latenzzeit des Muskels beim Blutegel. Pflügers Arch., Bd. 122 (1908), p. 1—36.*
5. **Biedermann, W.**, *Studien zur vergleichenden Physiologie der peristaltischen Bewegungen. I. Die peristaltischen Bewegungen der Würmer und der Tonus der glatten Muskeln. Pflügers Arch., Bd. 102 (1904), p. 475—541.*
6. **Carlson, A. J.**, *Further evidence of the fluidity of the conducting substance in nerve. The Amer. Journ. of Physiol., Vol. 13 (1905), p. 351—357.*
7. **Darwin, C.**, *The formation of vegetable mould through the action of worms, with observations on their habits*
8. **Eisig, H.**, *Ichthyotomus sanguinarius. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Bd. 28 (1906).*
9. **Friedländer, B.**, *Ueber die markhaltigen Nervenfasern und Neurochordae der Crustaceen und Anneliden. Mitteil. a. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 9 (1889), p. 205—265.*
10. — *Beiträge zur Physiologie des Zentralnervensystems und des Bewegungsmechanismus der Regenwürmer. Pflügers Arch., Bd. 58 (1894), p. 168—206.*
11. — *Ueber das Kriechen der Regenwürmer. Biol. Ctbl., Bd. 8, p. 363.*
12. **Fröhlich, A.**, *Beitrag zur Frage der Bedeutung des Zentralganglions bei Ciona intestinalis. Pflügers Arch., Bd. 95 (1903), p. 609—615.*
13. **Goldschmidt, R.**, *Das Nervensystem von Ascaris lumbricoides und megalocephala. Ein Versuch, in den Aufbau eines einfachen Nervensystems einzudringen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 90 u. 92 (1908 u. 1909).*
14. **Hanel, Elise**, *Ein Beitrag zur „Psychologie“ der Regenwürmer. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 4 (1904), p. 244—258.*

15. **Hargitt, C. W.**, *Experiments on the behavior of tubicolous Annelids. Journ. of exper. Zool., Vol. 3 (1906), p. 295.*
16. **Hunter, G. W.**, *Notes on the peripheral nervous system of Molgula manhattensis. Journ. compar. Neurol., Vol. 8 (1898), p. 202—206.*
17. **Jennings, H. S.**, *The method of trial and error in the behavior of lower organisms. Carnegie Instit. of Washington, Publ. 16 (1904), p. 29—71.*
18. — *Modifiability in behavior. II. Factors determining direction and character of movement in the earthworm. Journ. of exper. Zool., Vol. 3 (1906), p. 445.*
19. **Jordan, H.**, *Ueber reflexarme Tiere. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des zentralen Nervensystems, vornehmlich auf Grund von Versuchen an Ciona intestinalis und Oktopoden. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 7 (1908), p. 86—135.*
20. — *Beitrag zur physiologischen Technik für „Tonusmuskeln", vornehmlich bei wirbellosen Tieren, nebst Beschreibung eines Meß- und Registrierapparates für die Reaktionen solcher Muskeln. Pflügers Arch., Bd. 121 (1908), p. 221—235.*
21. **Lang**, *Die Polycladen des Golfs von Neapel, 1884.*
22. **Loeb, J.**, *Beiträge zur Gehirnphysiologie der Würmer. Pflügers Arch., Bd. 56 (1894), p. 247—269.*
23. — *Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere, I u. II, Würzburg 1891, 1892; vgl. auch seine Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie etc., p. 22 ff.*
23a. **Kinoshita, T.**, *Ueber den Einfluß mehrerer aufeinanderfolgender wirksamer Reize auf den Ablauf der Reaktionsbewegungen bei Wirbellosen. I. Mitt. Versuche an Tunicaten. Pflügers Arch., Bd. 134 (1910), p. 501—530.*
24. **Magnus, R.**, *Die Bedeutung des Ganglions bei Ciona intestinalis. Mitteil. aus d. zool. Station zu Neapel, Bd. 15 (1902), p. 483—486.*
25. **Maxwell, S. S.**, *Beiträge zur Gehirnphysiologie der Anneliden. Pflügers Arch., Bd. 67 (1897), p. 263—297.*
26. **Parker, G. H.**, *and* **Burnett, F. L.**, *The reactions of Planarians, with and without eyes, to light. The Amer. Journ. of Physiol., Vol. 4 (1901), p. 373—385.*
27. — *and* **Arkin, L.**, *The directive influence of light on the earthworm Allobophora foetida (Sav.). Ebenda, Vol. 5 (1901), p. 151—157.*
28. **Retzius, G.**, *Das Nervensystem der Lumbricinen. Biol. Untersuchungen, N. F. Bd. 3 (1892).*
29. **Smith, A. C.**, *The influence of temperature, odors, light and contact on the movements of the earthworm. The Amer. Journ. of Physiol., Vol. 6 (1902), p. 459—486.*
30. **Steiner, J.**, *Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogenese, 3. Abt. Braunschweig 1898, p. 54.*
31. **v. Uexküll, J.**, *Zur Muskel- und Nervenphysiologie von Sipunculus nudus. Ztschr. f. Biol., Bd. 33 (1896), p. 1—27.*
32. — *Studien über den Tonus. I. Der biologische Bauplan von Sipunculus nudus. Ebenda, Bd. 44 (1903), p. 269—344.*
33. — *Umwelt und Innenwelt der Tiere, Berlin, 1909, p. 158—159.*
34. **Walter, H. E.**, *The reactions of Planarians to light. The Journ. of exper. Zool., Vol. 5 (1907), p. 35—162.*

IV. Echinodermen.

Die Echinodermen sind ausschließlich Bewohner des Meeres, welches sie in ganz außergewöhnlicher Individuenzahl bis in die größten Tiefen hinein bevölkern. Durch ihre radialsymmetrische Gestalt (meist fünfstrahlig) entfernen sie sich von den meisten übrigen Tierstämmen. Auch manche andere Eigentümlichkeiten, namentlich ihr Ambulacralgefäßsystem und ihre verschiedenartigen Hautanhänge (durch Muskeln bewegliche Stacheln sowie die sogenannten Pedicellarien) zeichnen sie aus.

Physiologisch untersucht wurde bisher das Nervensystem der Seesterne, Schlangensterne und Seeigel; nur überaus spärliche Angaben liegen dagegen über dasjenige der beiden übrigen Klassen: Haarsterne und Holothurien vor.

Morphologische Vorbemerkungen.

Die bisher vorliegenden anatomisch-histologischen Untersuchungen über den komplizierten Bau dieser Tiere sind recht mangelhaft. „Die Gesamtheit unserer heutigen Kenntnisse vom Aufbau des Muskel- und Nervensystems der Seesterne gibt uns nur ein so allgemeines und wenig im einzelnen ausgeführtes Bild, daß sie der physiologischen Untersuchung einstweilen nur als schwache Stütze zugute kommt. Dazu ist vieles nur unsicher beobachtet, ja sogar Unrichtiges . . . . hat sich in der Literatur seinen Platz erobert und leitet den weiteren Untersucher irre. Es war wohl weniger ein Mangel an Interesse als das leidige Entkalken der bis in die zarten Füßchen hinein gepanzerten Stachelhäuter, was die Zoologen bisher von histologischen Studien an den so hochinteressanten Echinodermen zurückschreckte" (Mangold, 10).

Behufs eines leichteren Verständnisses der von den verschiedenen Klassen dargebotenen Modifikationen geht man von der Betrachtung der Seesterne (an denen auch die Mehrzahl der physiologischen Untersuchungen ausgeführt wurden) aus, welche in mancher Hinsicht als ein Bindeglied zwischen den Seeigeln und den Schlangensternen erscheinen (Romanes, 16). Das Nervensystem der Seesterne besteht 1) aus einem verhältnismäßig dicken Nervenring, der den in der Mitte der Bauchseite befindlichen Mund umgibt, und 2) aus fünf Radialsträngen, die, von ersteren ausgehend, in die Arme (bei den Echiniden und Holothurien zum analen Pol) hinein verlaufen, wo sie, ganz oberflächlich zwischen den beiden Füßchenreihen in den Ambulacralfurchen liegend, auch leicht dem Messer zugänglich sind (Mangold, l. c.).

Beide nervösen Gebilde sind als nervöse Zentren aufzufassen, da sie sowohl aus Nervenfasern wie aus Ganglienzellen bestehen; sie wären also etwa mit dem Bauchmarksystem der Würmer zu vergleichen. Auch die physiologischen Untersuchungen sprechen entschieden dafür, wie wir noch sehen werden.

R. Meyer (14) hat neuere histologische Untersuchungen über den feineren Bau des Ring- und Radialnervensystems der Asteriden ausgeführt; er gibt auch eine zusammenfassende Darstellung der diesbezüglichen früheren Angaben.

Peripheres Nervensystem. „Die Radialnerven entsenden Nerven zur Haut, zu den Kiemenbläschen, Stacheln und Pedicellarien und zu den Füßchen und endigen distal in der Nervenschicht des Fühlers, nachdem sie an der Fühlerbasis die dort befindlichen Augen[1]) versorgt haben; in allen diesen Bezirken treten als Endorgane der Nerven Sinneszellen auf" (Ludwig und Hamann, 9).

Außerdem soll innerhalb der peripherischen Zellelemente verstreut ein diffuser Nervenplexus vorkommen, welcher zwischen dem äußeren Körperepithel und der Lederhaut gelegen ist und aus Nervenfasern wie aus Nervenzellen besteht (Bethe, 3).

Endorgane.

a) Reizaufnehmende Organe. Spezifisch differenzierte Sinnesorgane sind morphologisch nicht bekannt. Daß jedoch in der Haut zahlreiche Sinneszellen vorkommen, wurde zuerst von Hamann (9) und neuerdings genauer von R. Meyer (14) nachgewiesen. Sie treten als spindelförmige Zellen auf, mit einem länglichen Kerne und zwei Fortsätzen, von denen der eine distale an der Cuticula bläschenförmig endet und der andere proximale sich entweder direkt in eine Nervenfaser auszieht oder vorher in zwei Aeste von entgegengesetzter Verlaufsrichtung teilt.

Als Tastorgane sollen bei einigen Formen die Füßchen der Armenden dienen.

1) Daß die am Ende der Arme einiger Seesterne gelegenen Pigmentflecken tatsächlich nicht spezifisch einem etwaigen Lichtsinne dienen, wurde jedoch durch die Untersuchungen Uexkülls und Mangolds (s. u.) klargestellt.

b) Erfolgsorgane. Drüsenzellen und Muskelzellen. Das Muskelsystem ist recht kompliziert und zum großen Teil morphologisch noch wenig bekannt. Hier sei nur daran erinnert, daß die Muskeln bei den Echinodermen verschiedene bewegliche Organe versorgen, wie die Hautanhänge (Stacheln, Pedicellarien, Füßchen), die Radien usw.

G. J. Romanes (16) [und J. C. Ewart], W. Preyer (15), v. Uexküll (19—26) und E. Mangold (10—13) haben sich besonders eingehend (die drei letzteren an der zoologischen Station zu Neapel) mit diesem Gegenstand beschäftigt. Die folgende Darstellung enthält im wesentlichen die Angaben dieser Forscher.

1. Lokomotionsbewegungen. Fluchtbewegungen. Lagereflex.

Ihrer fast ausnahmslos benthonischen Lebensweise gemäß bewegen sich die Echinodermen fast nur auf dem festen Boden des Meeres, jedoch nicht nur auf horizontalen oder schwach schrägen Ebenen, sondern auch auf vertikalen Wänden (der Felsen im Freien, oder der künstlichen Glasaquarien in der Gefangenschaft). Ihre Lokomotionsbewegung ist im allgemeinen eine langsame, mit Ausnahme derjenigen einiger Schlangensterne, welche sehr bewegliche Arme besitzen und ziemlich rasch laufen können.

Die Lokomotion erfolgt also durch wahre Kriechbewegungen, und zwar nach folgenden vier verschiedenen Prinzipien, deren jedes bei bestimmten Klassen vorherrscht.

a) Es sind die eigentümlichen zahllosen Füßchen des Wassergefäßsystems, die, indem sie sich ausstrecken oder zurückziehen und durch ihre Saugwirkung auf dem Boden anheften, mittels koordinierter Bewegungen den Tierkörper tragen. Diese Lokomotionsart tritt besonders bei den Seesternen auf, deren Radien steif sind. Sie kann mit den Kriechbewegungen der benthonischen Kephalopoden zum Teil verglichen werden.

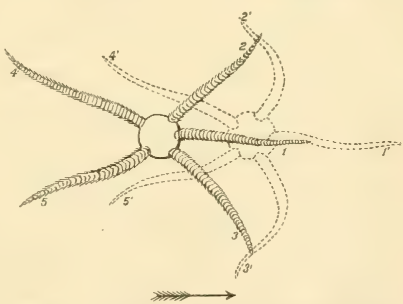


Fig. 16. Lokomotion eines Schlangensternes (nach Romanes).

b) Es sind die Bewegungen der ganzen Radien in ihrer Längsachse, die, sich schlängelnd und beugend, etwa wie wir es von den Schlangen kennen, den Körper fortzuschaffen vermögen (Fig. 16). Diese Lokomotion findet nur bei den Schlangensternen (und Haarsternen) statt, welche eben bewegliche Arme besitzen.

c) Es sind die langen rigiden Stacheln, welche, sich nach verschiedenen Richtungen bewegend, den Körper tragen. Diese Art der Lokomotion ist den Echiniden (Seeigeln) eigen.

d) Außerdem kommen noch nach Romanes für die Lokomotion der Echiniden die Pedicellarien, jene eigentümlichen dreizinkigen Zangen dieser Tiere, in Betracht. [Die Pedicellarien dienen sonst

hauptsächlich zum Beißen und zum Festhalten der Beute (Romanes, v. Uexküll) s. u.]. Durch rasches Zukneifen sind sie imstande, den Körper an den Pflanzen des Meeresbodens zunächst so lange festzuhalten, daß die trägeren Saugfüßchen Zeit haben, sich darauf anzuheften.

Schwimmbewegungen sollen nur bei einigen Haarsternen (*Comatula*) vorkommen (Romanes).

Durch die erwähnten verschiedenen Bewegungsarten sind also die Echinodermen imstande, auf festem Boden nach allen Richtungen hin zu laufen. Wenn Asteriden dabei einmal nahe an die Wasseroberfläche gekommen sind, dann gehen sie gewöhnlich infolge des Luftreizes (vgl. u.) nicht weiter höher entlang der Glaswände ihres Bassins, strecken jedoch ihre Arme horizontal auf der Wasseroberfläche aus und bewegen sie in mannigfaltiger Weise, wobei sie sich an der Wand bloß durch einige Füßchen festhalten. Diese Bewegungen belegte Romanes mit dem Namen „akrobatische" Bewegungen. Die Tätigkeit und die Koordination (fügt er hinzu), die in diesen Bewegungen zutage treten, sind auffällig und verleihen dem Tiere ein beinahe vernünftiges Aussehen (intelligent appearance). Er hebt ferner den Umstand hervor, daß dabei die Radien nicht nur zum Gehen, sondern auch zum Fühlen (als Tentakel) dienen.

Eine andere Bewegungsart, die mit der Lokomotion verwandt ist, wurde neuerdings von Mangold für einige Echinodermen hervorgehoben und untersucht, nämlich Eingraben im Sand und Ausgraben aus demselben.

Die Ortsänderung kann künstlich in den meisten Fällen durch Anbringung schädlicher Reize veranlaßt werden (Fluchtbewegungen). Deshalb studierten die Physiologen, welche das Zustandekommen der komplizierteren Lokomotionsbewegungen zu analysieren suchten, zunächst die elementaren Reflexe auf schädliche Reize.

a) Romanes' Untersuchungen.

Dies tat Romanes (16) namentlich an *Echinus*. Er fand im allgemeinen, daß die Echinodermen durch entsprechende Fluchtbewegungen den Schädigungen zu entfliehen streben.

Insbesondere betrachtet Romanes den Fall der gleichzeitigen Anbringung zweier Reize an zwei verschiedenen Orten des Tierkörpers. Von der Beobachtung ausgehend, daß die Gestalt des Tieres und die Verteilung des Nervensystems eine geometrische Gesetzmäßigkeit aufweisen, hebt er hervor, daß die Wirkung der zwei erwähnten Reize ein sehr schönes Beispiel des physikalischen Lehrsatzes von dem Parallelogramm der Kräfte im Gebiete der Physiologie liefert. Wird z. B. ein *Echinus* an zwei entgegengesetsten Punkten seines Aequators mittels eines Messers gekratzt, so kriecht er nach einer Richtung weg, die mit den Schädigungslinien einen rechten Winkel bildet. Kratzen des Aboralpoles bewirkt keine Bewegung, weil eben diese Schädigung auf keiner Richtung besonders überwiegt. Im allgemeinen kriecht das Tier von der stärksten Schädigung weg. Wenn es, nachdem es sich, auf einer Seite des Aequators gereizt, nach der Geraden von der Reizquelle weg zu bewegen begann, an der entgegengesetzten Seite des Aequators in ähnlicher Weise gekratzt wird, so kehrt es zurück. Es kriecht also von dem zuletzt angebrachten Reiz weg.

Eine solche von Romanes mehr theoretisch gefolgerte als experimentell nachgewiesene mathematische Gesetzmäßigkeit der Fluchtbewegungen der Echinodermen wurde jedoch von den späteren Forschern nicht so genau aufgefunden (vgl. unten Preyers Angaben).

Allen Echinodermen ist der Umdrehreflex (Lagereflex oder Selbstwendung nach Preyer) gemeinsam, der in Zusammenhang mit der verschiedenen Gestalt der Lokomotionsorgane verschieden verläuft. Romanes beschreibt den Reflex an *Astropecten* (Fig. 17) und *Echinus*.

An die Besprechung dieses Reflexes bei *Echinus* schließt Romanes folgende geistreiche Bemerkung an.

Da dieses Tier eine durchaus symmetrisch gebaute Gestalt hat, könnten wir vermuten, daß, wenn es auf seinen Afterpol gelegt wird, alle fünf Füßchenreihen gegeneinander arbeiten werden; denn es schiene kein Moment da zu sein, das die Tätigkeit oder die Ruhe der einen gegenüber der anderen Reihe veranlassen würde. In der Tat, wenn es unter den Echinodermen theoretische Philosophen gibt, könnten sie die Tatsache ihrer Fähigkeit, sich umzudrehen, als einen unwiderlegbaren Beweisgrund zugunsten der Lehre der Freiheit des Echinodermenwillens deuten. Die Physiologen würden jedoch (fügt Romanes hinzu) diesen Echinodermenphilosophen dieselbe Antwort geben, die sie den Menschenphilosophen zu geben pflegen, d. h. daß, obwohl dabei die physiologischen Bedingungen sich gegenseitig durchaus balancieren, sie doch niemals sich so sehr ausgleichen, daß wirklich nichts mehr existiert, was besonders die eine Füßchenreihe — bezw. die eine Nervenreihe — zur Tätigkeit veranlassen könnte.

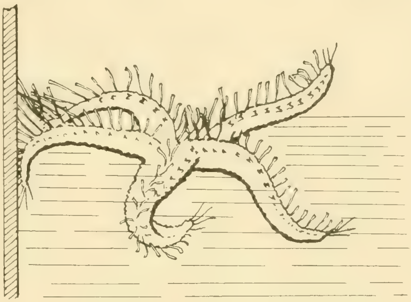


Fig. 17. Umdrehreflex von *Astropecten* (nach Romanes). Die weitausgestreckten Füßchen suchen nach allen Richtungen eine feste Unterlage, wo sie sich ansaugen und den Gesamtkörper wieder in die Bauchlage zurückbringen können.

An einigen Individuen sollte sogar nach Romanes bei Wiederholung des Reflexes die Neigung, immer nach einer bestimmten Seite sich umzudrehen, deutlich zutage treten.

Elementare oder einfache Reflexe. Aus obigen auf schädliche lokal einwirkende Reize erfolgenden Reaktionen (Fluchtbewegungen) folgert Romanes, daß die ganze äußere Oberfläche von *Echinus* sehr empfindlich ist. Die Reaktionen beschränken sich jedoch nicht auf Tätigkeitserscheinungen der Füßchen; alle übrigen peripheren Organe, d. h. Stacheln und Pedicellarien, werden dadurch zugleich zu koordinierten Reflexbewegungen veranlaßt.

Wird irgendein Teil mit der Spitze einer Nadel leicht berührt, so neigen sich sofort von allen Seiten die Stacheln und die

Pedicellarien zu und schließen sich über der Nadel, suchen sie wegzuwischen und halten sie fest. Diese zugleich auftretende Bewegung eines solchen kleinen Waldes von Greiforganen ist ein sehr schönes Schauspiel. Die affizierte Umgegend beträgt gewöhnlich einen halben Quadratzoll, obwohl auch die weiter gelegenen Pedicellarien sich gegen den Reizort zu neigen pflegen, ohne daß sie jedoch die Reizquelle wegen ihrer geringen Größe zu erreichen vermögen.

Die Pedicellarien sollen jedoch nach Romanes außerdem noch, ja vor allem als Lokomotionsorgane dienen (vgl. oben). In dieser Hinsicht erwähnt er, daß ihre Bewegungen dieser Aufgabe besonders angepaßt erscheinen; denn es ist nicht nur die von diesen Scheren während ihrer Kontraktion entfaltete Kraft auffällig groß im Verhältnis zu der Größe des Organs, sondern besonders ist der Umstand sehr beweisend, daß sie nach 1 oder 2 Minuten spontan erschlaffen; sie halten also gerade so lange fest bis die Ambulacralfüßchen ausreichende Zeit gehabt haben, mit dem Boden in feste Verbindung zu treten.

Die Pedicellarien können ferner noch die Säuberung und Reinigung der Körperoberfläche von kleinen Fremdkörpern herbeiführen.

Romanes stellte ferner die Stellen der Pedicellarien fest, deren Berührung das Zukneifen derselben auslöst. Er fand, daß es die innere Fläche derselben ist. Ferner fand er, daß es bei den größeren Pedicellarien einen gewissen Teil dieser inneren Fläche gibt, der für Berührung viel empfindlicher ist als die übrigen Teile dieser Fläche. Dieser Teil umfaßt eine kurze Strecke, etwa das untere Drittel der Mandibeln. Schon eine leichte Berührung dieses Teiles an einer der drei Mandibeln durch ein Haar bewirkt unmittelbares und promptes Zusammenschließen aller dreien. Eine derartige Einrichtung ist recht zweckmäßig, denn dadurch können die Scheren erst dann zuschnappen, wenn sie mit Sicherheit imstande sind, das Reizobjekt zu halten.

Romanes sah ferner, daß es an der äußeren Oberfläche der Pedicellarien einen anderen Ort nahe an der Basis der Scheren gibt, dessen mechanische Reizung gewöhnlich, doch nicht ausnahmslos, die Wiederöffnung der Schere auslöst. Dies stellt den einzigen Teil des ganzen Organs dar, dessen Reizung also einen hemmenden Einfluß auf den Schließungsmechanismus ausübt, was Romanes auch als zweckmäßige Einrichtung für die Funktion der Pedicellarien betrachtet.

Auch die Bewegungen der Stacheln erfolgen nach Romanes in einer wohlgeordneten Weise. Sie entfalten ihre koordinierte Tätigkeit in einem so hohen Grade, daß sie als eine große Anzahl von Beinen betrachtet werden können. Wird z. B. ein *Echinus* auf einen Tisch außerhalb des Wassers gelegt, so kann er sich nur seiner Stacheln zur Fortbewegung bedienen, weil eben die Füßchen mit ihren Saugnäpfen nur im Wasser zur Lokomotion dienen können. *Spatangus* besitzt lange Stacheln und sehr kurze Füßchen; deshalb vollführt er den Umdrehungsreflex bloß mittels seiner Stacheln.

Romanes analysierte ferner die Bewegungen der Füßchen, indem er die Folgen künstlicher (schädlicher) Reize auf dieselben festzustellen suchte. Die künstlichen Reize, deren er sich hier bediente, waren chemische (Säuretropfen), die er entweder auf die Ventralfläche der Arme von Asteriden oder auf ihre Dorsalfläche applizierte. Im ersteren Falle trat Retraktion der Füßchen ein, im zweiten Falle dagegen aktive Extension. Von diesen antagonistischen Wirkungen ist die hemmende (d. h. die Retraktion der Füßchen) am stärksten.

Befinden sich nämlich die Füßchen infolge der Einwirkung eines (schädlichen) Reizes auf der Dorsalfläche in Bewegung, so geraten sie augenblicklich in Ruhe, d. h. retrahieren sich, wenn man einen anderen Reiz auf die Ventralfläche einwirken läßt.

Aus seinen Beobachtungen schließt ROMANES, daß alle äußeren Organe der Echinodermen (Füßchen, Stacheln und Pedicellarien) eine höchst koordinierte Tätigkeit zeigen. Infolgedessen besteht die Möglichkeit, daß sie alle durch einen äußeren Nervenplexus miteinander in Verbindung stehen (der ja von LOVÉN morphologisch nachgewiesen wurde).

Zur Analyse der erörterten Erscheinungen ausgeführte Durchschneidungsversuche. Besonders auf Grund derartiger Untersuchungen an *Toxopneustes lividus* kam schon L. FREDERICQ (4) zu der Anschauung, daß der Nervenring das harmonische Zusammenwirken der Füßchen und der Stacheln bei den Lokomotionsbewegungen und beim Umdrehreflex des Gesamttieres bewirkt. Dem Nervenring sowie den von ihm entspringenden Ambulacralnervenstämmen kommt völlig die Bedeutung von Nervenzentren zu. Die peripheren Gehorgane fahren zwar fort sich zu bewegen und auf Reize hin zu reagieren, auch an isolierten Teilen des Tieres. Die Kontinuität und die Unversehrtheit dieser verschiedenen Teile ist jedoch unbedingt notwendig für die Koordination der Gesamtbewegungen des Tieres. Außer diesem Nervensystem nimmt FREDERICQ noch die Anwesenheit eines in der Haut befindlichen Nervenplexus an, obwohl es ihm nicht gelang, denselben anatomisch nachzuweisen. Zugunsten dieser Annahme spricht folgende Beobachtung. Wird irgendein zirkumskripter Teil der Haut gereizt (verletzt oder gestochen), so sieht man, daß sich die Pedicellarien gegen den gereizten Punkt zum Zweck der Verteidigung hinneigen. Der Versuch fällt auch an Teilen positiv aus, die völlig vom übrigen Tierkörper isoliert sind.

Zur Feststellung der Bedeutung des Zentralnervensystems führten auch ROMANES und EWART Durchschneidungsversuche aus. Sie fanden an Asteriden, daß die Durchschneidung des Nervenringes an der Scheibe oder der Nervenstämme an den Armen zwar die physiologische Kontinuität in den Reihen der Ambulacralfüßchen und des Muskelsystems des Gesamttieres völlig aufhebt, doch die physiologische Kontinuität in dem äußeren Nervenplexus unversehrt läßt. Denn so sehr man auch den Nervenring und die Nervenstämme schädigen mag, die Reizung der Dorsalfläche veranlaßt trotzdem aktive Bewegungen der sämtlichen Ambulacralfüßchen und des ganzen Muskelsystems der Radien. Diese Tatsache beweist, daß die Ambulacralfüßchen und die Muskeln mittels eines äußeren Plexus, ohne Rücksicht auf die Unversehrtheit der Hauptnervenstämme, miteinander in nervöser Verbindung stehen.

Zur Feststellung der physiologischen Bedeutung dieses äußeren Nervenplexus wurde nun folgender Durchschneidungsversuch an *Echinus* ausgeführt. Wird mittels eines Korkbohrers ein kreisförmiger Schnitt durch die oberflächlichen Gewebe (d. h. bis zur Kalkschicht) geführt, so werden die in dem Kreis liegenden Stacheln und Pedicellarien von den außerhalb des Kreises gelegenen physiologisch abgetrennt, soweit es sich um die lokale Reflextätigkeit handelt. Wird nämlich irgendein Teil der kreisförmigen Gegend gereizt, so reagieren darauf sofort die sämtlichen Stacheln und Pedicellarien innerhalb der

Gegend in der üblichen Weise, während die Stacheln und Pedicellarien außerhalb des Kreises daran durchaus nicht teilnehmen und umgekehrt.

Werden ähnliche linienförmige Schnitte angebracht, so wird dadurch jegliche Erregungsleitung durch die Schnitte aufgehoben, was im schroffen Gegensatz zum Verhalten des „primitiveren“ Nervenplexus der Medusen (s. o.) steht.

Durch derartige oberflächliche Durchschneidungen des äußeren Nervenplexus werden jedoch andere funktionelle Verbindungen der Anhänge nicht unterbrochen, darunter namentlich nicht die allgemeine koordinierte Tätigkeit der sämtlichen Stacheln zum Zwecke der Lokomotion. Dies tritt deutlich zutage, wenn das Tier an einem Punkt seines Körpers stark gereizt wird und es sich dann von der Reizquelle zu entfernen strebt. Eine solche das gesamte Tier betreffende koordinierte Tätigkeit muß infolgedessen durch andere nervöse Verbindungen vermittelt werden. Die Versuche zeigen in der Tat, daß solche in der gesamten inneren Fläche der Rinde verstreut liegen. Wird *Echinus* nämlich in zwei Halbkugeln geteilt, und sämtliche inneren Organe beider Halbkugeln abgetragen, so bewirkt dieser Eingriff keinerlei Störung sämtlicher Tätigkeitserscheinungen der Füßchen, Stacheln oder Pedicellarien. Wird nun das Innere der Rinde mit starker Säure bepinselt und dann nach etwa $^1/_4$ Minute währender Einwirkung die Säure völlig abgespült, so beobachtet man zunächst eine starke Erregung der Stacheln (die sich aufrichten), doch bald darauf völlige Erschlaffung derselben, die dann durcheinander ohne jegliche Ordnung zu liegen kommen. Trotzdem sind sie imstande, auf äußere Reize hin zu reagieren. Dasselbe gilt für die Pedicellarien.

Daraus folgert Romanes, erstens daß die allgemeine koordinierte Tätigkeit der Stachelbewegungen von dem Erhaltensein eines inneren Nervenplexus abhängig ist, zweitens daß der innere Nervenplexus überall in inniger Verbindung mit dem äußeren steht, und drittens schließlich, daß die völlige Zerstörung des ersteren zwar die Tätigkeit des letzteren tiefgehend beeinflußt, sie jedoch nicht vollständig aufzuheben vermag.

Abtragung des um den Mund liegenden Nervenringes hat am *Echinus* Verlust des Lokomotionsvermögens der Stacheln zur Folge, während ihre lokale Reflexreizbarkeit bestehen bleibt.

Was die Koordination und das Zustandekommen der Füßchenbewegungen bei dem Umdrehungsreflex betrifft, so fand Romanes, daß diese durch die koordinierte Tätigkeit bestimmter Nervenzentren, die dabei durch die Schwerkraft adäquat gereizt werden, vermittelt werden. Diese Zentren sind jedoch nicht so streng lokalisiert, wie obige Zentren für die Stachelbewegungen, da die Durchschneidung des Nervenringes zwar die Koordination der Füßchen beeinträchtigt, sie jedoch nicht völlig vernichtet.

Schlußfolgerungen. Die Anschauung, zu der Romanes auf Grund obiger Untersuchungen bezüglich der Zusammensetzung und der Funktionen des gesamten Nervensystems von *Echinus* gelangt, ist folgende: Im ganzen (so schreibt er) können wir schließen, daß das Nervensystem eines *Echinus* besteht: erstens aus einem äußeren Plexus, welcher dazu dient, sämtliche Füßchen, Stacheln und Pedicellarien untereinander derartig zu verbinden, daß sie sich dem in irgendeinem Teil dieses Plexus gelegenen Reizpunkt sämtlich

nähern; zweitens aus einem inneren Plexus, welcher mit dem äußeren durch die Dicke der Rinde überall in Verbindung steht, und dessen Funktion darin besteht, Füßchen, Stacheln und wahrscheinlich auch die Pedicellarien mit den um den Mund herum gelegenen koordinierenden Hauptnervenzentren in Verbindung zu setzen; und drittens aus zentraler Nervensubstanz, welche hauptsächlich um den Mund herum liegt und hier die koordinierte Tätigkeit der Stacheln ausschließlich, sowie diejenige der Stacheln zum großen Teil bewirkt. Zum Teil ist sie jedoch entlang den Hauptnervenstämmen zerstreut, wo sie die Koordination der Füßchenbewegungen bei abgeschnittenen Tiersegmenten veranlassen kann.

b) Preyers Untersuchungen.

PREYER (15) stellte seine diesbezüglichen Untersuchungen an einer großen Anzahl verschiedener Echinodermen an.

Erwähnenswert sind die Worte, mit denen er zu Beginn seiner Abhandlung den Zweck der Untersuchung darlegt und zugleich die Bedeutung der vergleichenden Physiologie hervorhebt:

„Nachdem die Beobachtung des physiologischen Verhaltens der Embryonen höherer Tiere und nicht wenige darauf gerichtete Versuche mich zu der Ueberzeugung geführt hatten, daß eine Anzahl von Bewegungen derselben angeboren, alt ererbt und vom größten psychogenetischen Interesse ist, entstand der Wunsch, ähnliche Beobachtungen und Versuche an Tieren anzustellen, die, durch eine relativ weniger verwickelte Organisation in physiologischer Hinsicht den Embryonen nahestehend, über die Genesis mancher Funktionen besseren Aufschluß geben könnten, als die allzusehr bevorzugten gewöhnlichen Versuchstiere.

Ein solches Objekt mußte faßt täglich frisch zu erhalten, der beabsichtigten operativen Eingriffe wegen nicht klein und von einer gewissen Lebenszähigkeit sein. Auch durfte es nicht festsitzen und mußte den verschiedensten Reizen unmittelbar zugänglich gemacht werden können, außerdem aber phylogenetisch sehr alt sein.

Allen diesen Bedingungen entsprechen in vorzüglicher Weise die Seesterne (*Asteriadae*), Schlangensterne (*Ophiuridae*) und Haarsterne (*Crinoidae*). Ich habe daher an diesen experimentiert, und zwar von Ende Dezember 1885 bis Mitte April 1886 in der Zoologischen Station zu Neapel, wo noch manche der in vergleichend-physiologischer und psychogenetischer Hinsicht wichtigen Fragen über die Ursachen tierischer Bewegungen werden ihrer Lösung näher gebracht werden. Ueberhaupt ist die Zoologische Station in Neapel einer der wichtigsten Faktoren für die Förderung der vergleichenden Physiologie, d. h. der Grundlage aller Physiologie, geworden ...“

Die ersten Untersuchungen PREYERS beziehen sich auf die Bewegungen der Ambulacralfüßchen nach Anbringung verschiedener schädlicher Reize. Er stellte die Bedingungen fest, unter welchen Retraktion oder Extension der Füßchen nach mechanischer, chemischer, elektrischer und thermischer Reizung an unversehrten Tieren oder an isolierten Radien zutage treten. In der folgenden Weise faßt er seine Ergebnisse zusammen:

„Trotz der Mannigfaltigkeit der Bewegungen, welche die bei großen Asteriden nach vielen Hunderten zählenden Ambulacralfüßchen zeigen und der auf den ersten Blick verwirrenden Abwechslung zwischen Einziehung und Extension derselben, ist es durch die ..... Versuche geglückt, einen Teil der Bedingungen festzustellen, von welchen die eine wie die andere abhängt.

Alle angewandten Reizmittel, Berührung, Aetzung, Erwärmung, elektrische Schläge, haben übereinstimmende Resultate geliefert. Es läßt sich jetzt mit einer die astronomische Gewißheit streifenden Wahrscheinlichkeit vorhersagen, ob ein Seestern seine Füßchen da oder dort einziehen oder hervorstrecken wird, sowie er an dieser und jener Stelle stark und schwach, oft und selten, mechanisch, chemisch, elektrisch oder thermisch gereizt wird.

Das Gesetzmäßige in den von mir beobachteten Erscheinungen kann folgendermaßen ausgedrückt werden:

Wenn am unversehrten Seestern ein lokaler, ventraler oder dorsaler Reiz nur eine lokalisierte Wirkung ausübt, so besteht diese allemal ausschließlich in einer Einziehung der Ambulacralfüßchen, niemals in einer Extension derselben. Ist der ventrale Reiz so stark, daß seine Wirkung irradiiert, dann tritt ebenfalls zunächst am Reizbezirk eine zentrifugale und zentripetale Retraktion, weiterhin aber eine Extension der Füßchen sogleich (bei *Luidia*) oder nach wiederholter Reizung (bei *Asterias*) ein.

Wenn ein lokaler dorsaler Reiz irradiiert, so ist stets eine allgemeine Extension vom Zentrum aus die Folge, niemals eine Retraktion.

Dieses Gesetz der ambulacralen Bewegung ist für alle untersuchten Asteriden gültig und läßt sich mit Berücksichtigung der verschiedenen Reizstellen für frische normale Seesterne und die vier gewöhnlichen Reizgattungen in folgende Tabelle zusammenfassen:

Reizstelle	Reizwirkung	
dorsal exzentrisch oder dorsal	lokal: Retraktion irradial: Extension	
ventral exzentrisch oder zentral	lokal: Retraktion irradial	1) Retraktion 2) Extension

Die Tatsachen sind hierdurch richtig dargestellt: Retraktion der Saugfühler tritt zirkumskript bei lokalisierter ventraler oder dorsaler, zentraler oder peripherer Reizung jedesmal ein, wenn der Reiz nicht zu stark ist, Extension läßt sich beim unversehrten Tier zirkumskript nicht künstlich herbeiführen.

Retraktion der Saugfühler tritt irradial bei lokalisierter ventraler, zentraler oder peripherer Reizung jedesmal ein, wenn der Reiz stark genug ist, macht aber entweder sogleich (bei der elektrisch gereizten *Luidia*) oder nachdem er wiederholt worden (bei der *Asterias*) einer ausgedehnten Extension Platz.

Extension endlich tritt außerdem jedesmal irradial neben der zirkumskripten Retraktion nach lokalisierter dorsaler, zentraler oder peripherer Reizung ein, wenn der Reiz stark genug ist.

Die Erklärung dieser eigentümlichen, durch alle meine zahlreichen und vielfach variierten Versuche erwiesenen Gesetzmäßigkeit ist unter der Voraussetzung einer funktionellen Ungleichwertigkeit des zentralen Nervenringes und des Radialmarks nicht schwer.

Denn die lokalisierte Retraktion der Saugfühler benötigt — wo sie nicht auf direkter Muskelreizung beruht — bei *Asterias* nur eines peripheren Reflexmechanismus. Eine sensorische Nervenfaser,

dorsal oder ventral in das Radialmark eintretend, wird erregt und leitet die Erregung in letzteres. Von den Ganglienzellen des Radialmarks geht dann der motorische Impuls in die longitudinalen und zirkulären Muskelfasern des Saugfühlers. In der Tat zeigt jede durch zwei zur Längsachse senkrechte Schnitte erhaltene Scheibe eines isolierten *Asterias*-Strahles, nach dorsaler oder ventraler Reizung, die Retraktion.

Die irradiierende Retraktion verlangt einen stärkeren Reiz. Die von ihm abhängige stärkere Erregung pflanzt sich durch die primär getroffenen ventralen sensorischen Fasern zunächst in das Radialmark, und in diesem von einer Ganglienzelle auf die benachbarte fort, so daß sukzessive, Schritt für Schritt, die motorischen Impulse von den zuerst retrahierten Füßchen an sich zentripetal und zentrifugal auf die benachbarten erstrecken und eine weit ausgedehnte Retraktion stattfindet.

Bei *Luidia* hingegen, wo bereits die Differenzierung des Nervensystems in ein höheres und niederes Zentralorgan, in ein Ambulacralgehirn und Ambulacralrückenmark, fortgeschritten sein muß, genügt letzteres nicht mehr zur reflektorischen Retraktion der Saugfüßchen, da diese ausbleibt nach Abtrennung des Radius vom Rumpf. Es muß also hier (im Gegensatz zu *Asterias*) der ventrale sensorische Reiz eine zentripetale Erregung veranlassen, welche erst im Nervenfünfeck, d. h. zentral, in eine zentrifugale motorische Erregung für die Nervenfasern der Pedicellenmuskeln umgesetzt wird.

Nach dorsaler Reizung irradiiert (bei *Luidia* und *Asterias*) die Retraktion nicht, weil durch das von ROMANES und EWART entdeckte subkutane dorsale Nervenfasernetz, das Zentralorgan, der Nervenring oder Nervenkranz, wie ihn TIEDEMANN nannte, leichter zentripetal erregt wird und von hier aus dann zentrifugale motorische Impulse die Entleerung der Ampullen in die Saugfüße hinein, somit deren Schwellung und Extension, d. h. Fluchtbewegungen, veranlassen.

Daß die *Asterias* nach starker dorsaler Reizung Fluchtbewegungen macht, die Füßchen vorstreckt, auf starke ventrale Reizung im Gegenteil mit Abwehrreflexen antwortet, die Füßchen retrahiert und die Ambulacralfurchen verengt und verschließt, erscheint durch die äußeren Lebensbedingungen des Tieres genügend motiviert. Denn gegen einen Angriff von oben wäre ausgedehnte Retraktion der Füßchen unten nutzlos, die Flucht kann retten; wogegen ein Angriff vom Boden aus durch Extension der Füßchen nur erleichtert würde wegen Oberflächenvergrößerung, falls die Flucht nicht schnell ist. Daß überhaupt bei lokaler dorsaler Reizung eine schnell vorübergehende ganz lokale Retraktion eintritt, kann sehr wohl nur eine Mitbewegung, eine Begleiterscheinung sein, da die dorsalen, subkutanen sensorischen Nervenfasern ebenfalls durch Verbindungsfasern mit dem Radialmark zusammenhängen müssen; sonst könnte nicht bei abgeschnittenen azentralen *Asterias*-Radien dorsale Reizung die Retraktion bewirken. Der Beweis dafür, daß die Extension nach dorsaler Reizung zentralen Ursprunges ist, wird geliefert durch ihr Ausbleiben bei so isolierten Strahlen, wenn nicht durch Schnitt, Stich oder elektrisch das Radialmark selbst oder die Ampullen gereizt werden.

Dasselbe gilt für die Extension nach starker ventraler Reizung; denn diese tritt 1) überhaupt im azentral isolierten Strahl nicht, 2) im intakten Tier in den ungereizten Radien zuerst ein. Also muß die

ventrale Erregung zentripetal wandern, ehe die Ampullen ihre systolische Tätigkeit beginnen. Dabei ist der Unterschied zwischen *Luidia* und *Asterias* noch zu erklären. Jene reagiert sehr bald mit Extension auf starke ventrale Reize, diese zunächst mit irradialer Retraktion und erst nach wiederholter Reizung mit Extension . . . . .

Die lokalisierte und irradiale Retraktion nach zentraler, dorsaler oder ventraler Reizung bedürfen zu ihrer Erklärung keiner Hilfshypothese, da im Zentrum wie an der Peripherie das subkutane Nervennetz und statt des Radialmarks die Kommissuren des Nervenrings vorhanden sind.

Die allgemeine Extension nach starker zentraler Reizung kann durch direkte Reizung der motorischen Ganglienzellen des Nervenringes, welche die Polischen Blasen und Ampullen durch ihre zentrifugalen Impulse zur Entleerung bringt, zustande kommen". . . . (Im Anschluß daran gibt Preyer ein Schema der Nervenbahnen.)

Das Sichanheften. „. . . Beginnt *Asterias* etc. sich anzuheften, so werden zuerst mehrere Pedicellen stark extendiert und schon während der Füllung derselben mit Wasser vom Wassergefäß die Endplatte mit dem muskelfreien Ringwulst gegen die Wand — eine Glasplatte eignet sich am besten zur Beobachtung — gedrückt. Jetzt zieht sich durch Kontraktion der longitudinalen Muskelfasern in der Wandung des terminalen Wassergefäßes die Endplatte zurück, während der überstehende Rand luftdicht an der Wand haften bleibt, da er nicht mitzurückgezogen wird, während die Platte wie ein Stempel in eine Spritze zurückgeht und der Wasserdruck samt dem Luftdruck von außen auf das Füßchen wirkt. Es entsteht also ein kleiner luftleerer oder luftverdünnter, mit Wasserdampf erfüllter Raum am Ende des Saugfüßchens, dessen Grenze man namentlich bei *Luidia* und *Asterias glacialis* mit bloßem Auge durch die Glaswand hindurch leicht erkennt. . . . So fest saugt sich *Asterias* auf diese Weise an, daß man bei frischen Exemplaren nicht ohne Zerreißung der Füßchen das Tier von der Haftfläche abnehmen kann, wenn man es nicht vorher durch mechanische Reizung — Klopfen, Hin- und Herschieben oder Schütteln — durch verdünnte Säuren, warmes Wasser oder elektrische Schläge zur Entspannung veranlaßt hat. Die letztere kommt dadurch zustande, daß das Wasser im Wassergefäß von innen gegen die Endplatte vorgestoßen wird, so daß der leere Raum verschwindet und nun das Saugfüßchen, im Inneren demselben Drucke wie von außen ausgesetzt, nicht mehr adhäriert."

Hierzu ist also das Vorhandensein des Wassers innerhalb des Gefäßwassersystems unentbehrlich.

Zur Messung der von den Füßchen beim Haften entwickelten Kraft benutzte Preyer unter anderem auch Korkstücke, die er mit den Radien verband.

Preyer gibt ein Schema des Anheftungsmechanismus eines Füßchens nach den Schnitten Hamanns und Semons.

„Es ist also eine genaue Regulierung des Druckes im Wassergefäßsystem notwendig für das Ansaugen. Der Regulierungsmechanismus fungiert ohne Beteiligung des zentralen Nervenringes, da nicht nur, wie Krukenberg bemerkte, mit und ohne Basalansatz isolierte, sondern auch kleine periphere Radienstücke von *Asterias* sich von selbst fest an den Marmorboden und an Glas anheften, wie das von allen Strahlen abgetrennte Zentrum (auch für *Luidia* gilt beides).

Jedoch scheint, wenigstens bei *Asterias glacialis*, ein Radius mit seinem Anteil am Zentrum, und noch mehr mit diesem und einem Nachbarzentrum, d. h. ein unizentrischer und ein bizentrischer (vgl. p. 159) Radius isoliert, fester und anhaltender unter Wasser einer Glasplatte anzuhaften, als ein azentrischer, d. h. ein ohne irgendein Stück des zentralen Nervenfünfecks abgeschnittener. Offenbar fehlt dem azentralen die nur vom Zentrum stammende Koordination beim gleichzeitigen Ansaugen vieler Füßchen, abgesehen von schädlicher Einwirkung des Aquariumswassers auf die Schnittfläche".

Hierauf werden die Einflüsse besprochen, die das Haftvermögen beeinträchtigen. Auch die Beschaffenheit der Haftfläche kommt in Betracht. „Im allgemeinen findet das Ansaugen um so leichter — mit fast allen Saugfüßchen — statt, je glatter die Fläche, also sehr leicht an einer Glasscheibe, gleichviel ob sie feststeht oder im Wasser suspendiert ist. Auch an einem winzigen Stück Holz oder Kork, ja an einem dünnen Kautschukring und sogar an einem Drahtoder Bindfadenende, die an Kork befestigt im Wasser hängen, saugt sich *Asterias glacialis* mit merkwürdiger Leichtigkeit und Ausdauer fest, ohne diese flottierenden Gegenstände zu verlassen, ehe sie mit ihnen passiv an eine Wand getrieben ist und mit einem Strahle an dem festen Körper fest adhäriert. Verhindert man diese Annäherung, so bleibt sie tagelang an dem Korke schwimmend haften, ohne sich jemals fallen zu lassen. Sowie die langen Tentakel am Ende der Radien aber nur einen Augenblick mit der Wand oder einem größeren schwimmenden Korkstück oder Holzspan oder dem eingetauchten Finger in Berührung gekommen sind, heften sie sich fest und vermitteln oft in weniger als einer Viertelstunde die Uebersiedlung durch Nachziehen der übrigen Saugfüßchen. Hierbei entfaltet *Asterias* einen erstaunlichen Gleichgewichtssinn und eine an die Turnkünste der Affen erinnernde, auch bei *Uraster* von ROMANES konstatierte Geschicklichkeit im Gewinnen des festeren Haltes. . . .

Es kann auch, jedoch selten, geschehen, daß ein Seestern sich an einen anderen festheftet. . . .

Dagegen habe ich niemals bemerkt, daß ein Seestern sich mit einem Strahl an einen anderen seines eigenen Körpers anheftete. Isolierte Radien habe ich nicht dazu bringen können, daß sie sich aneinander oder an die Tiere, von denen sie abgelöst waren, anhefteten. Die Saugfühler werden zwar ausgestreckt, aber nach Bewegungen, welche wie Tastbewegungen aussehen, anderswohin extendiert, bis eine passende Haftfläche gefunden ist; jedenfalls eine merkwürdige und sehr zweckmäßige noch zu erklärende Reflexhemmung. Man kann sich vorstellen, daß die periphere Erregung der sensorischen Pedicellennerven durch die Berührung des Nachbarradius zu oft im Leben des Stammes sich als schädlich erwies, wenn Ansaugen darauf folgte, und nach und nach immer mehr unterblieb. Denn ich habe stets gefunden, daß Asteriden mit ihren Tentakeln zwar ungemein eifrig fremde Körper, nicht aber den eigenen berühren und, wenn man sie dazu zwingt, sich schleunig wieder ausstrecken, so daß kein Teil den anderen berührt, falls es nicht zur Befreiung aus einer Zwangslage vorübergehend notwendig wird."

Das Kriechen. „Durch die große Anzahl, das Haftvermögen und die Beweglichkeit ihrer Ambulacralfüßchen sind die Asteriden befähigt, in verschiedener Richtung auf horizontaler Fläche zu kriechen

und vertikale Flächen hinaufzuklettern, falls der Saugmechanismus der Füßchen nicht rudimentär geworden oder die Füßchen der Radien überhaupt zurückgebildet sind. In diesem Falle, bei Ophiuren, vermitteln die Strahlen als solche die Lokomotion, was auch für die Crinoiden gilt, während bei den Asteriden den Ambulacralfüßchen die lokomotorische Funktion zufällt. Die Art der Vorwärtsbewegung ist demnach bei den eigentlichen Seesternen eine ganz andere, als bei den Schlangen- und Haarsternen. Jene kriechen und klettern ohne Unterstützung vertikale Glaswände hinauf, schwimmen und springen aber niemals, obwohl sie vielerlei an akrobatische Kunststücke erinnernde äquilibrierende Bewegungen ausführen; die Ophiuren dagegen können nicht ohne Unterstützung und dann nur schlecht klettern, auch nicht schwimmen, aber viel schneller, als die Asteriden, durch Anstemmen, Vorschieben und Nachziehen ihrer Radien sprungweise vorwärtsgehen, während die Crinoiden durch alternierendes Heben und Beugen, Senken und Strecken ihrer Radien nach oben und unten, ohne Raddrehung oder Wälzung nach links, rechts, vorwärts und rückwärts horizontal schwimmen können."

Der Bewegungsmechanismus der Saugfüßchen der Seesterne wurde schon von Tiedemann (18) richtig erkannt. „Die mit Wasser vom Wassergefäßsystem gefüllten Pedicellen werden in der Richtung der Ortsänderung vorgestreckt und an den Boden geheftet, der Körper wird nachgezogen und dann die Einziehung der Füßchen bewerkstelligt; sogleich aber werden dieselben wieder extendiert und vorgeschoben, und dieses Manöver wird wiederholt (so daß beim Vorrücken ein Teil der Pedicellen in der Extension, ein anderer in der Retraktion begriffen ist), bis ein unübersteigliches Hindernis oder eine andere Hemmung zum Stillstand oder zur Richtungsänderung nötigt. . . . Nur die Tentakel am Ende der Radien und vielleicht die unmittelbar den Mund umsäumenden werden, während des Marsches, nach allen Richtungen bewegt, als wenn sie tasteten wie der Blinde mit seinem Stock. Tiedemann . . . sagt ausdrücklich: Mittels der beim Fortschreiten nach vorn bewegten Tentakel explorieren die Seesterne den Weg, den sie einschlagen, sowie die Gegenstände, welche ihnen aufstoßen. Durch letztere, d. h. die Eindrücke, welche sie machen, indem sie die Tentakelnervenenden erregen, wird die Richtung unzweifelhaft wesentlich bestimmt. Dabei wird die augentragende Spitze mehrerer, oft aller Strahlen etwas nach oben gewendet. . . .

Die Lokomotion des *Astropecten aurantiacus*, welche Romanes ganz richtig mit einem Gehen auf Stelzen vergleicht, weicht insofern von der der *Asterias* ab, als das Ansaugen an den Boden, und damit das Nachziehen des Körpers, wegen der Rückbildung oder mangelhaften Ausbildung des Saugapparates der Pedicellen durch ein Heben und — nach der plötzlichen Entleerung und Einziehung der letzteren eintretendes — jähes Niedergehen des ganzen Tieres ersetzt wird, wobei aber ebenfalls die Koordination der vielen Hundert vollkommen gleichsinnig arbeitenden Füßchen bewunderungswürdig ist.

Noch mehr tritt diese hervor bei der beweglicheren *Luidia*, welche längere Füßchen hat und wie *Astropecten* in der Luft auf dem Tische, jedoch wegen der größeren Muskelarbeit langsamer, als im Wasser, einherschreitet. Daß dabei . . . die Ampullen sich füllen, wenn die Pedicellen sich entleeren und umgekehrt, ist nicht zu bezweifeln, die Geschwindigkeit, mit der dieses Wechselspiel abläuft, besonders bei

den großen oft im Wasser auf dem Boden förmlich laufenden Individuen, merkwürdig.

Außerdem kann auch hier in jedem Augenblick ohne Raddrehung die Richtung der Füßchenextension geändert werden, so daß die Progressionsrichtung eine andere wird. Ein und dasselbe Füßchen kann mit der Längsachse des Strahles schnell nacheinander die Winkel von 0—45°, von 45—90°, von 90—135°, von 135—180° linksherum wie rechtsherum bilden; und zwar können alle Windrichtungen nicht allein der Reihe nach rechts- und linksherum sofort eingeschlagen werden, sondern es kann auch sprungweise beliebig von irgendeiner zu irgendeiner anderen der Uebergang stattfinden. Dadurch wird es verständlich, wie die Seesterne, ohne sich zu drehen, nach jeder beliebigen Richtung horizontal fortschreiten und jeden Augenblick ihre Richtung, ohne sich zu drehen, ändern können.

Diese Tatsache (folgert daraus Preyer mit Recht) und die, daß die Füßchen beim geradlinigen Fortschreiten des ganzen Tieres fast alle (bis auf die peripheren tastenden Tentakelfüße) nur nach vorwärts und rückwärts weisen, somit in jedem Augenblick in jedem Strahle einen anderen Winkel mit der Längsachse des Strahles bilden, ist ein neuer Beweis für die weitgehende Koordination und zentrale Beherrschung der Innervierung jedes Füßchens. Eine solche Leistung ist nur möglich durch ein schon hochdifferenziertes Muskel- und Nervensystem und läßt ein fein ausgebildetes Muskelgefühl voraussetzen; denn es tritt bei der Aenderung des Zieles nicht notwendig eine Torsion der Füßchen ein, welche auch hierin den Stelzen ähnlich bewegt werden.“

Zur Analyse der Bedingungen, welche das Zustandekommen dieser Lokomotion bestimmen, gibt nun Preyer folgende Versuchsergebnisse an:

„Alle Seesterne kriechen auch dann noch in der beschriebenen Weise umher, wenn sie durch ausgedehnte Hautablösungen, Abtrennungen einzelner oder aller Radien, lokale Quetschungen, Schnitte, Reizversuche und Vergiftungen geschädigt sind, vorausgesetzt, daß ihnen eine zur Lokomotion hinreichende Anzahl von Pedicellen mit dem zugehörigen Nerv-Muskelapparat verbleibt. Was aber Romanes für *Uraster* fand, daß die Durchtrennung des zentralen Nervenringes mittels radiärer Schnitte oder des Radialmarks mittels basaler und peripherer transversaler Schnitte die Lokomotion verzögert und unkoordiniert macht, gilt ebenso für *Asterias* und *Astropecten*. Auch die einzelnen Radien kriechen vorwärts und rückwärts, jedoch ziellos, wenn sie ohne ein Stück der Zentralscheibe abgetrennt wurden.“

Aus dem Umherkriechen (schließt Preyer) kleiner resezierter Stücke von *Asterias glacialis* und *tenuispina* folgt, daß zur Lokomotion schlechthin der zentrale Nervenring nicht erforderlich ist, aus der dann mangelhaften Koordination und öfters (von ihm) bemerkten Trägheit aber, daß die Koordination nur durch das Zentrum perfekt wird.

Bei Ophiuren zeigt sich diese Abhängigkeit der Peripherie vom Zentralorgan noch deutlicher.

Ohne Zentralteil abgetrennte Radien der Ophioglyphen, Ophiomyxen und Ophiodermen kriechen überhaupt nicht — wegen Mangels an Pedicellen — sie winden sich nur schlangenförmig, aber unkoordiniert, und die von allen 5 Radien befreite Scheibe kriecht nur langsam von der Stelle.

Die normale Lokomotion der *Ophioglypha* geschieht in der Weise, wie sie Romanes für den nordischen brittle-star beschrieben hat. 1) Zuerst wird ein Radius in der Progressionsrichtung geradeaus vorgestreckt, während die beiden Nachbarradien gleichzeitig sich ebenfalls vorschieben, aber nur um sogleich wieder, mit den Spitzen an dem Boden sich feststemmend und die Scheibe hebend, nach hinten umzubiegen (vgl. Fig. 16), dann strecken sie sich wieder vor usf. Der vierte und fünfte Strahl werden nur nachgeschleppt. 2) Nicht selten sieht man aber bei *Ophioglypha* gleichzeitig zwei Radienpaare vorgeschoben werden und sich gleichzeitig nach hinten umbiegen und gegen den Boden stemmen. Dann wird der fünfte Strahl allein nachgeschleppt, und keiner kann als Taster dienen.

Alle koordinierten Bewegungen erlöschen bei Ophiuren sofort, wenn man mit einer Nadel ohne Verletzung des dorsalen Integumentes die fünf Ecken des zentralen Nervenfünfecks, also die Anfangspunkte der fünf Radialstränge durchsticht, indem man die Nadel ventral gerade da einführt, wo die fünf Ecken der Mundöffnung auslaufen. Dann kann das Tier nicht mehr wie früher vorwärts gehen, macht mit allen fünf Strahlen windende Bewegungen und kommt leicht auf den Rücken zu liegen. Eine so ‚enthirnte' Ophioderma kann nicht einmal in der gewöhnlichen Stellung horizontal liegen bleiben, zwar noch, wenn 1, 2, 3 oder 4 Radien kurz abgeschnitten wurden, durch Windungen des letzten Radius den Platz wechseln, aber nicht koordiniert geradlinig, so wenig wie die abgetrennten Radien.

Wird dagegen an der unversehrten Ophiure durch zwei radiäre Schnitte ein Radius von dem anderen physiologisch separiert, dann kann die Lokomotion ziemlich so vor sich gehen wie vorher, indem der nicht mehr dabei beteiligte Radius nachgeschleppt wird.

Das Nervenzentrum (Nervenring) ist also notwendig für die Lokomotion, ein Teil kann aber in dieser Weise ausgeschaltet werden, ohne sie erheblich zu stören."

Das Klettern. „Durch die eigentümliche Art der Ansaugung an festen Körpern und die dadurch ermöglichte Lokomotion sind die Asteriden imstande, vollkommen vertikale, glatte Flächen unter Wasser meterhoch emporzuklimmen und sich oben stundenlang anzuheften. Auch an dünnen Stäben, Drähten und Fäden, welche kaum den Durchmesser einer Ambulacralfurche haben, klettern sie leicht empor und halten sich daran fest. Selbst nach der Ablösung zweier oder dreier Radien bleibt *Asterias glacialis* an einer vertikal mitten im Wasser aufgehängten Glasplatte haften und klettert überall auf derselben umher, bei Tage und bei Nacht, desgleichen auf einer schwimmenden Korkplatte, an der sie schließlich ruhig haften bleibt, falls man deren Annäherung an einen festen Körper verhindert.

Dasselbe gilt auch für isolierte, mit und ohne die zugehörigen Zentrumanteile des Fünfecks abgetrennte Radien. Solche abgelöste Strahlen klettern gerade so glatte vertikale Glasflächen empor, wie die unversehrten Tiere und wie die von den Radien ganz befreite Scheibe. Die mit Zentrum wie die ohne Zentrum abgeschnittenen Radien klettern dabei hinauf und hinab, bald mit dem Basalende, bald mit dem Tentakelende vorn. Auch klettern solche Stücke am schwimmenden Kork oft lange Zeit herum, wenn sie von frischen

lebenskräftigen Individuen stammen und vorher keiner Schädlichkeit ausgesetzt wurden.

Daraus folgt, daß man Seesterne durch Durchschneiden der Radialstränge in verschiedener Weise verstümmeln kann, ohne daß sie ihr Klettervermögen verlieren."

Die Selbstwendung. Selbstwendung nennt Preyer den Vorgang, durch welchen ein Tier ohne fremde Unterstützung die ihm angepaßte (natürliche) Haltung einnimmt, nachdem sie durch äußere Kräfte verändert wurde. Im besonderen bezeichnet der Ausdruck die Zurückwendung eines Tieres aus der ungewöhnlichen Rückenlage in die gewöhnliche Bauchlage. Die Bezeichnung würde also der des Lagereflexes wesentlich entsprechen. Dieser Bewegung widmete Preyer besondere Aufmerksamkeit.

„Zunächst ist, entgegen der Meinung, als wenn Seesterne in jeder Lage eine Tendenz zur gewöhnlichen Haltung, mit der Dorsalseite oben, hätten, zu konstatieren, daß sehr häufig Asteriden sich aus eigenem Antriebe in die umgekehrte Stellung versetzen, partiell und total. Nicht allein verharrt *Asterias* stundenlang an der unteren Fläche schwimmender Korkplatten oder im Wasser horizontal aufgehängter Glasscheiben in der Dorsallage, sie wendet auch ohne obere Haftfläche das Zentrum mit allen Radien in Gläsern von passender Größe nach oben, nur mit den Spitzen einiger Strahlen an der Wandung sich haltend.

Durch dieses Vermögen (ähnlich wie die Stubenfliege an der Zimmerdecke), in der Dorsallage zu kriechen und sich in ihr zu halten, wird die Selbstwendung in die Ventrallage als eine nicht unter allen Umständen erfolgende eingeschränkt. Sie tritt aber jedesmal ein, wenn der Seestern mit der Dorsalseite auf den horizontalen Boden zu liegen kommt.

Die Energie der Selbstwendung und auch die anderer Bewegungen nimmt schon nach einem Aufenthalte von einem Tage im Aquarium merklich ab.

Ebenso schnell aber wie die unversehrte frische Asteride kann sich ein frisch abgelöster Radius derselben selbst wenden. Auch Radienfragmente wenden sich. Eine Lichteinwirkung hat mit der Selbstwendung nichts zu tun. Auch im Dunkeln wenden sich die einzelnen Strahlen von *Asterias* um.

Wenn aber das Radialmark des isolierten Radius etwa in der Mitte quer durchgeschnitten wird, dann ist die Selbstwendung unvollständig, oder, wenn vollständig, zufällig, da die physiologisch getrennten Abschnitte gar nicht mehr assoziierte Pedicellenbewegungen machen können.

Bei gleicher Länge eines Radiusfragments tritt die Selbstwendung um so sicherer und schneller ein, je mehr vom nervösen Zentralring erhalten bleibt. Schneidet man von einer großen *Asterias glacialis* vier Strahlen basal ab, so bleibt der fünfte mit dem ganzen zentralen Nervenfünfeck im physiologischen Zusammenhang. Einen so isolierten Radius nennt Preyer quinzentrisch, den durch zwei radiäre Schnitte von dem Scheitel des Winkels, den zwei Strahlen miteinander bilden, zur Mundöffnung, um einen Strahlanteil am Zentrum beraubten Rest quadrizentrisch, den nur noch über drei Ecken des zentralen Fünfecks und sein eigenes Radialmark verfügenden Strahl trizentrisch, den abermals um eine Ecke gekürzten bi-

zentrisch, den nur noch mit seinem Anteil am Zentrum verbundenen unizentrisch, endlich den basal ohne Zentrumanteil abgetrennten Radius azentrisch,

Diese sechs Stücke verhalten sich bezüglich der Selbstwendung, und auch in anderer Hinsicht, z. B. beim Kriechen, Klettern (vgl. p. 155), ungleich, indem schon der unizentrische Strahl mehr als der azentrische, aber bei weitem nicht so viel leistet, wie der bi- und vollends der trizentrische.

Dieser Unterschied (folgert daraus Preyer) im Verhalten der Radien scheint mir von einer sehr großen Tragweite für die vergleichende Physiologie des Nervensystems zu sein. Denn er beweist, daß ein und derselbe Strahl in lokomotorischer Hinsicht und in bezug auf zweckmäßige Fluchtbewegungen viel mehr leistet, wenn ihm zwei Ecken des zentralen Nervenfünfecks noch zur Verfügung stehen, als wenn ihm nur seine Ecke oder keine verbleibt. Also leisten zwei funktionell gleichwertige Teile des Nervensystems zusammen qualitativ mehr als jeder für sich. Man kommt auf die Vermutung, daß auch bei den höheren Tieren, und vielleicht auch dem Menschen, es nicht allein die qualitative Beschaffenheit der Ganglienzellen, sondern auch ihre Anzahl und Verbindung ist, welche höhere psychische Leistungen ermöglichen.

Wird die durch den Nervenring vermittelte nervöse Verbindung eines oder mehrerer Strahlen mit den übrigen durch nicht zu tiefe interradiale Schnitte unterbrochen, ohne daß sie jedoch vom ganzen Tiere abgetrennt werden, so wird begreiflicherweise das harmonische Zusammenwirken bei der Selbstwendung der physiologisch isolierten Radien aufgehoben. Dabei können verschiedene Fälle beobachtet werden, die Preyer eingehend berücksichtigt, welche aber uns kein weiteres Interesse bieten.

So viel über die Asteriden. Ophiuren sind nur mit Einschränkung zu derartigen Experimenten verwendbar, wegen der geringen Anzahl und Ausbildung der Pedicellen. Die unizentrisch isolierten *Ophioderma*-Radien können sich jedoch, nach vielen ungeordneten Bewegungen, selbst wenden, die azentralen nicht, wie Krukenberg (7) richtig bemerkte. Für die Ophiuren ist also die Beteiligung des Zentralringes notwendig.

Durchstechen des Radialmarks mit einer dicken Stecknadel setzt geradeso wie Abschneiden des betreffenden Strahles an der Stichstelle die distale Portion desselben außer Funktion. Diese macht nur windende ungeordnete Bewegungen, ohne die Selbstwendung des übrigen Tieres zu hemmen. Drei solche Stiche von $1-1^1/_2$ mm Durchmesser, etwa 5 mm von jedem der drei betreffenden Mundwinkel, ventralmedian, im Basalteil jedes Radius (bei *Ophioderma longicauda*), verhindern die Selbstwendung vollständig, offenbar durch Unterbrechung der zentrifugalen Leitung.

Dasselbe gilt für den Fall, daß vier oder alle fünf Ecken des zentralen Nervenpentagons ebenso durchstochen werden. Preyer stellte diesen Versuch auch so an, daß er sukzessive die fünf Radialgehirne durchstach, und konstatierte schon nach Ausschaltung von zweien eine erhebliche Beeinträchtigung der Selbstwendungskoordination, nach Zerstörung von dreien eine noch weitergehende. Die so physiologisch isolierten Radien wenden sich ebensowenig wie die ganz abgelösten regelmäßig um.

Dadurch ist also die Notwendigkeit des zentralen Nervenringes für die Selbstwendung der Ophiuren bewiesen. Die Strahlen sind dagegen nicht in ihrer ganzen Länge und vollen Fünfzahl erforderlich. Es können sogar alle fünf fehlen, ohne daß die sonst unversehrte Scheibe aufhörte, Wendeversuche auszuführen.

Letztere werden selbst dann noch lange Zeit (bei *Ophiomyxa*) fortgesetzt, wenn außer dem größten Teile der Radien noch ein großes Stück der dorsalen Hautdecke abgetragen worden ist. Aehnliches gilt auch für Asteriden (an *Uraster*, nach VULPIAN [27], und an *Astropecten*, nach PREYER).

Somit (folgert daraus PREYER) können es die etwa durch Berührung seitens des Bodens erregten dorsalen peripheren Hautnerven nicht sein, welche zur Selbstwendung Anlaß geben.

Danach hebt PREYER die auffällig weitgehende Koordination und Anpassungsfähigkeit an die augenblicklich gegebenen äußeren wechselnden Bedingungen (Reize) hervor, mit denen die Selbstwendung der Asteriden erfolgt. Dadurch entsteht eine reiche Mannigfaltigkeit der beinahe von Fall zu Fall sich ändernden Bewegungen. „Immer findet (schreibt PREYER) eine Anpassung an die Haftfläche statt, und je nachdem diese konvex, konkav, eben, rauh, geneigt ist, wird die Wendung erleichtert oder erschwert, so oder so bewerkstelligt. Namentlich die sich leicht fest ansaugende *Asterias glacialis* benutzt bei ihrer Selbstwendung jeden Vorsprung, jede Unebenheit des Bodens und, wo es angeht, die Wand zur Anheftung.

Im Gegensatze zu dieser Verschiedenartigkeit der Bewegungen bei Asteriden drehen sich die Ophiuren, einen einfachen Purzelbaum schlagend, fast alle nach derselben Schablone um, wenn man sie auf die Dorsalseite gelegt hat.“

In seinen weiteren Untersuchungen über den Lagereflex der Seesterne nahm sich PREYER vor, den Einfluß festzustellen, welchen auf diese Erscheinung verschiedene Gifte, Erwärmung, schädliche Reize, mechanische Hindernisse ausüben.

Von den Giften untersuchte er die Wirkung von Curare und Curarin (unwirksam), Blausäure (unwirksam), Nikotin (hebt schnell die Selbstwendung auf), Alkohol, Aethyläther, Chloroform (alle drei Stoffe wirken bei gewissen Konzentrationen narkotisierend), Süßwasser (hebt schnell die Selbstwendung auf).

Aus den Erwärmungsversuchen ging hervor, daß die Asteriden und Ophiuren ungemein empfindlich gegen Temperaturerhöhungen sind, indem sie bei 22—34° je nach der Art (der Dicke des Integumentes) ihr Vermögen, aus der Rückenlage in die gewöhnliche zurückzukehren, einbüßen.

Lokal zusammenwirkende schädliche Reize. Wird nicht das ganze Tier in warmes Wasser getaucht oder in solchem belassen, sondern eine kleine Menge heißen Wassers lokal appliziert, so hängt es nur von der Anzahl und Ausdehnung solcher Reizstellen ab, ob die Selbstwendung eine Unterbrechung erfährt. Dasselbe gilt für mechanische, chemische und elektrische Reizung während der Selbstwendung. Ophiuren sind gegen verdünnte Säuren außerordentlich empfindlich.

Auf anderem Wege konnte PREYER leichter ohne die geringste Schädigung der Tiere die Selbstwendung hemmen, nämlich durch mechanische Hindernisse (Fesselung und Belastung). Dabei

fand er, daß Asteriden und Ophiuren, wenn die Fesseln nicht zu fest sind, sich zuerst mit denselben umwenden und sich dann von ihnen befreien, wenn letztere aber mechanisch die Wendung unmöglich machen, sich zuerst zu befreien und dann umzuwenden suchen.

Zum Verständnis der Natur dieses Lagereflexes und der wesentlichen Bedingungen, die ihn bestimmen, sind jedoch folgende Versuche Preyers bedeutend wichtiger als die vorigen. Durch diese suchte er festzustellen, ob diese Erscheinung durch äußere periphere Reize reflektorisch herbeigeführt wird oder aber zentralen Ursprunges ist. Er neigt anscheinend zur letzteren Annahme, indem er sich allerdings, wie wir sehen werden, der Ansicht anschließt, daß sie durch innere Reize reflektorisch zustande kommt.

„Auch schon die Tatsache (schreibt er), daß viele Ophiuren in der Luft auf trockener Fläche sich selbst wenden, spricht für den rein zentralen Ursprung des Impulses zur Selbstwendung . . . . Da aber (fügt er hinzu) bei allen diesen Versuchen eine Berührung der Tiere seitens der Unterlage, somit die Möglichkeit einer reflektorischen Auslösung des Selbstwendungsaktes durch äußere Reize vorhanden war, so stellte ich noch eine Reihe von Experimenten an, um zu ermitteln, ob im Wasser frei schwebende Seesterne, namentlich große Asteriden, sich ebenfalls selbst wenden können.“

Zur Ausführung dieser Versuche bediente Preyer sich des Verfahrens, die Zentralscheibe oder die Strahlenspitzen mit Korkstücken zu verbinden, derart, daß die Tiere durch die an der Oberfläche des Wassers schwimmenden Korkstücke mit der Bauchseite nach oben im Wasser frei schwebend gehalten wurden. Er fand, daß die Tiere auch dann, obwohl meist nach bedeutend längeren Latenzzeiten als gewöhnlich, unzweifelhafte Wendebewegungen ausführen. Daraus folgert er, „daß die Selbstwendung aus rein zentralen Ursachen erfolgt, Seesterne ohne Haftpunkt sich wenden können und das Zentrum einen ungleich starken Zug seiner Radien nach oben unterscheidet.“ Letzterer Schluß stützt sich auf die Beobachtung, daß bei solchen Bewegungen mit kleineren Korkstücken versehene Radien sich anders verhalten, als mit größeren verbundene. So fand er auch, daß ein *Astropecten*, der nur an vier Radien suspendiert ist, den fünften freien zuerst herabzieht. *Asterias glacialis* macht ebenfalls frei schwebend Wendetorsionen, verharrt aber stundenlang ungewendet in der ungewohnten Lage.

Die mittels eines Korkes und einer Nadel mit der Ventralseite nach oben im Wasser schwebend erhaltenen Ophiuren, besonders *Ophioderma*, machen sehr energische Selbstwendungsversuche.

Die Gesamtheit der Experimente ergibt somit nach Preyer auf das bestimmteste, daß es sich hier um eine Bewegung handelt, welche ohne äußere periphere Reflexreize zustande kommt.

Preyer suchte jedoch weiter den Vorgang zu analysieren, indem er sich die Frage stellte, woher der Anstoß zur Selbstwendung für die Zentren komme. „Entweder ist dieser Anstoß zentral oder zentripetal. Im ersteren Falle könnte an eine durch die ungewöhnliche Lage bedingte Zirkulationsstörung gedacht werden“. Diese Möglichkeit suchte Preyer durch Versuche an Fröschen auszuschließen, welche er nach Entfernung der Eingeweide mit dem Herzen und den großen Blutgefäßen, als sie verblutet und ganz blaß waren, sich doch sehr schnell wenden sah. Im zweiten Falle ließe sich zunächst an Hautreize (extero-ceptives Feld Sherringtons) denken. Diese Möglich-

keit wird durch obige Versuche an Seesternen und dann auch durch Versuche an Fröschen ausgeschlossen, die PREYER nach völliger Enthäutung und Enthauptung sich umdrehen sah.

Es blieben dann nur die von dem proprio-ceptiven Feld SHERRINGTONS herstammende Erregungen übrig, die also in den sensiblen Nervenendapparaten der Muskeln, Sehnen etc. durch die ungewohnte Lage entstehen.

Diese Erklärung wird nun auch von PREYER unter Berufung auf STEINER angenommen:

„Schließlich bleibt für die Erklärung der Selbstwendung des Frosches zurzeit kaum eine andere plausible Annahme übrig, als die von STEINER (17), welcher, die Selbstwendung ‚Retrosubversion‘ nennend, die durch die Rückenlage bewirkte Aenderung der Muskelspannung und die damit gegebene Erregung zentripetaler Nerven als notwendig für die Erregung des Zentrums — ich würde es das Selbstwendungszentrum nennen — ansieht[1]). Demnach wären es Muskel- oder Innervationsgefühle, die das merkwürdige Phänomen bedingen. Ich finde keinen Grund gegen die Anwendbarkeit dieser Hypothese auch auf Seesterne. Nur daß diesen natürlich viele Selbstwendungszentren zukommen müssen, da einzelne Stücke sich wenden. Die Ophiuren können nur im zentralen Nervenring diese Zentren haben, die Asteriden auch im Radialmark.“

Auch eine andere Reihe peripherer Reize spielt jedoch wahrscheinlich beim Umdrehreflex der Echinodermen eine wichtige Rolle: die Reize, welche entstehen, wenn die Füßchen nirgends feste Körper berühren. Auf diese Möglichkeit wies schon LOEB (8) hin, und sie würde auch mit ähnlichen Erscheinungen an höheren Tieren im Einklang stehen (2).

Abwehrbewegungen. Auf die folgenden Versuchsergebnisse legte PREYER einen besonders großen theoretischen Wert, insofern die hier zu erörternden Bewegungen von ihm nicht als Reflexakte, sondern als psychische Akte gedeutet wurden.

„Von dem Wunsche erfüllt (schreibt er), unzweideutige Beweise für selbständige psychische Funktionen bei Seesternen und Schlangensternen zu haben, ließ ich es mir angelegen sein, sie sozusagen in Verlegenheit zu setzen, sie möglichst ohne Verletzungen in noch niemals erlebte Situationen zu bringen, welche die Erfindung von neuen Hilfsmitteln zur Abwehr, Flucht, Befreiung benötigen.“

Sein diesbezüglicher Fundamentalversuch bestand nun darin, Schlangensternen (Ophiomyxen und Ophiodermen) einen Arm mit einem Stück eines sehr eng anschließenden Kautschukschlauches zu beschuhen und dann das Tier auf den Rücken zu legen. PREYER beobachtete, daß die Tiere mannigfaltige, jedoch immer wohl koordinierte Bewegungen ausführen, um den Arm vom Schlauch zu befreien. Die Ergebnisse dieser Beobachtungen zusammenfassend, berichtet er, daß Ophiuren in fünffach verschiedener Weise sich gegen die beim Tasten und Kriechen ihnen sehr hinderliche Bekleidung mit einem Schlauche wehren: 1) streifen sie ihn, wenn er locker ist, durch Reiben am Boden ab; 2) schleudern sie ihn durch geißelförmiges

1) Daß dagegen bei dem Zustandekommen des Lagereflexes des Frosches die vom Labyrinthorgan herstammenden Erregungen eine wesentliche Rolle spielen, braucht wohl nicht erst besonders betont zu werden.

Hin- und Herwerfen fort; 3) drücken sie ihn mit dem freien Nachbararm fest gegen den Boden und ziehen den Arm aus dem dadurch fixierten Rohr heraus; 4) stemmen sie abwechselnd beide Nachbararme mit deren Zähnchen unten gegen ihn und schieben ihn ruckweise ab (vgl. Fig. 18); 5) brechen sie durch Selbstamputation den Arm mit der unbequemen Bekleidung ab. Hilft das eine Verfahren nicht, dann wird das andere angewendet. „Sehe ich hier (folgert Preyer daraus) von dem letzten, der Autotomie, ab, so beweist schon allein die vierfache Art der Abwehr, bei einem und demselben Individuum unter denselben äußeren Verhältnissen, daß hier kein einfacher Reflex vorliegt. Vielmehr besitzen die Ophiuren die Fähigkeit sich ganz neuen, von ihnen noch niemals erlebten Situationen schnell anzupassen.

Wenn Intelligenz (fügt Preyer hierzu) auf dem Vermögen beruht, Erfahrungen zu machen, d. h. zu lernen, und das Erlernte in neuer Weise zweckmäßig zu verwerten, so müssen also die Ophiuren sehr intelligent sein.“

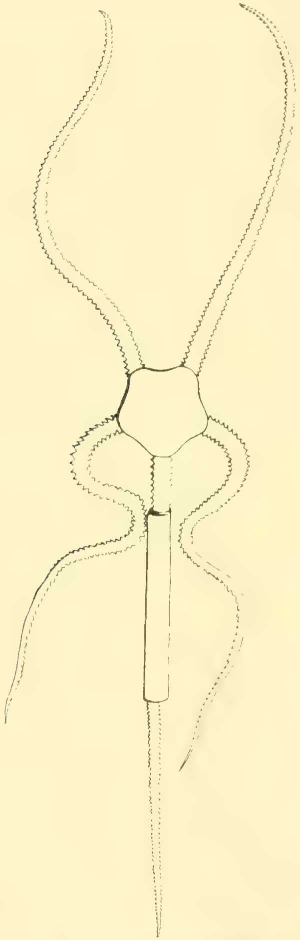


Fig. 18. Ein Schlangenstern, der seinen Arm von der Bekleidung mit einem Stück Kautschukschlauch befreit (nach Preyer).

Diesen Schlußfolgerungen Preyers kann man sich jedoch nicht ohne weiteres anschließen. Vielleicht wäre denselben folgendes entgegenzuhalten:

Abgesehen davon, daß er bei Asteriden derartige komplizierte Bewegungen niemals sah, denn die hauptsächliche Abwehrbewegung derselben nach den verschiedensten Reizungen besteht in der Einziehung der Ambulacralfüßchen und Verschluß des Ambulacralkanals, scheint der obige Beweis nicht zwingend zu sein. Denn die Annahme, es seien dadurch ganz neue, von den Ophiuren niemals erlebte Situationen geschaffen, wurde von Preyer nicht durch eine eingehendere Analyse der Vorgänge näher begründet. Daß die Tiere niemals in ihrem freien Leben Gelegenheit hatten, einen Arm in die Lichtung eines eng anschließenden Kautschukschlauches hineinzustecken, ist ja gewiß von vornherein zuzugeben. Daß sie trotzdem ähnlich wirken-

den Reizen ausgesetzt werden könnten, ist jedoch wohl denkbar. Auf Reizung durch einen Arm fest umklammernde Parasiten oder Feinde würden die Ophiuren sehr wahrscheinlich ebenso reagieren.

Mit anderen Worten, wir hätten hier ein Beispiel derjenigen komplizierteren Reflexbewegungen vor uns, die in die zweite Reihe der Abwehrreflexe (vgl. p. 11) gehören, welche von starken oder langdauernden schädlichen Reizen ausgelöst werden und dahin zielen, die Reizquelle vom Körper aktiv zu entfernen.

Auf diese Weise wären wir also auch diesmal nicht dazu gezwungen, zur Erklärung der objektiven Verhältnisse psychische Elemente oder Anschauungen in Betracht zu ziehen.

Offenbar liegt den Ausführungen Preyers derselbe Gedankengang zugrunde, der zur Annahme der „Rückenmarksseele" beim Frosche führte.

Reflexbewegungen der Haarsterne. Preyer erstreckte seine Untersuchungen auch auf die Haarsterne, von denen er an *Comatula mediterranea* (*Antedon rosaceus*) experimentierte. Vor allem stellte er die Reaktionen fest, welche die gewöhnlichen schädlichen Reize auslösen. Im allgemeinen scheinen sie sich mit den an den Schlangensternen beobachteten zu decken. Doch konnte Preyer auf Grund seiner Versuche nicht zur Erkenntnis einer Gesetzmäßigkeit der Reflexbewegungen bei *Comatula* gelangen. Zwar fand er, daß dieses Tier gegen die verschiedensten Reize höchst empfindlich ist und an fast allen Teilen seines Körpers eine große Reflexerregbarkeit besitzt. Es läßt sich jedoch nicht mit Sicherheit vorhersagen, wie das Tier sich bei der Reizung verhalten wird.

Er selbst gibt aber zu, daß weitere eingehende Untersuchungen notwendig sind, wenn man zum besseren Verständnis der bei diesen Tieren beobachteten Erscheinungen gelangen will. „Eine genauere Messung (schließt er) der Reizstärke wird in erster Linie nötig sein, um die Inkonstanz der Resultate zu eliminieren."

Fluchtbewegungen der Asteriden und Ophiuren. Den von Romanes und Ewart aufgestellten Satz, daß die Echinodermen einer Schädigung von der Reizstelle aus geradlinig zu entfliehen suchen, sowie die andere Angabe, daß bei Reizung zweier Stellen die Fluchtlinie durch die Diagonale bezeichnet werde, konnte Preyer nicht bestätigen. „Die Antwortsbewegungen der Echinodermen auf einfache Reize sind überhaupt viel entwickelter, als es auf den ersten Blick scheint. Namentlich die von mir an vielen verschiedenen Arten angestellten elektrischen Reizversuche beweisen, daß die geradlinige Fluchtbahn nur ein Fall unter vielen ist. Man braucht nur eine frische *Luidia* irgendwo dorsal elektrisch zu reizen, um wahrzunehmen, daß sie bald im Bogen, bald in Zickzack, bald in gerader Linie entflieht, wobei diese letztere durchaus nicht jedesmal durch den Reizpunkt und den Mittelpunkt der Mundöffnung geht. Dasselbe gilt für *Asterias* bei dorsaler Reizung. *Ophioderma* macht sogar unter denselben Umständen ganz unzweckmäßige Fluchtversuche. Eine große, ganz frische *Ophioderma*, welche am Rande des Gefäßes zum Teil in der Luft kletterte, wurde einen Augenblick mit der elektrischen Pinzette berührt; sie kroch zwar sogleich in das Wasser zurück, als das Tier aber zentrodorsal, an der Grenze von Luft und Wasser, noch einmal einen Augenblick elektrisch gereizt wurde, kroch es ganz aus der flachen Schale heraus in die Luft über den Rand und fiel auf den

Boden des Zimmers, wo es auf den Rücken liegen blieb. Hier (schließt Preyer) war also die Fluchtbewegung verfehlt.

Ferner hat bei *Asterias* oft eine starke Reizung, und dann noch eine, keine Ortsänderung zur Folge, und *Luidia*, so schnell sie auch zu fliehen vermag, antwortet häufig mit einer Selbstamputation auf grobe Insulte. *Asterias glacialis* kann sogar, statt gradlinig von der Reizstelle fort, nach ihr hin sich bewegen, d. h. die Scheibe dem Orte nähern, wo die getroffene Strahlenspitze sich befand. Isolierte Radien der *Asterias* kriechen zwar in der Regel fort von der Reizgegend, wie Romanes und Ewart auch für solche von *Uraster* fanden, aber ein z. B. mit Schwefelsäure lokal stark gereizter Radius kann nach jeder beliebigen Richtung sich bewegen, und auch hier ist ebenso oft „krummlinig" statt „geradlinig" zu setzen. Hingegen trifft für *Asterias* und *Ophioglypha* zu, was die genannten Forscher für *Uraster* und den Brittle-star fanden, daß nämlich basale oder interradiale Nervendurchschneidung jede koordinierte Fluchtbewegung aufhebt".

Wird ein Teil des Körpers der Luft ausgesetzt, so entsteht eine Fluchtbewegung, die dahin zielt, den durch die Luftberührung (oder durch das Fortfallen der Seewasserberührung?) herbeigeführten Reiz zu entfernen, indem der Körperteil wieder ins Wasser gebracht wird. Preyer benützte diesen Reflex, um den Tieren folgende Aufgabe zu stellen.

„Zu den merkwürdigsten Erscheinungen (schreibt er) gehört die durch Luftscheu bedingte Flucht der Asteriden in enghalsige Flaschen, deren Lichtung einen so kleinen Durchmesser hat, daß nur durch Biegungen, Wendungen und Wälzbewegungen, somit durch koordinierte Kontraktionen von mehreren tausend Muskeln die erforderliche Streckung des ganzen Tieres, das nie vorher in solcher Lage sich befand, zustande kommen kann. Bringt man z. B. zwei Radien einer *Asterias glacialis* in eine mit Seewasser gefüllte enge Röhre, während die drei anderen in der Luft verbleiben, so können diese binnen 10 Minuten ebenfalls hineingezogen werden, obwohl es unmöglich war, ohne das Tier zu zerbrechen, es mit Gewalt ganz hineinzubringen. Legt man dann die Röhre mit dem Tier horizontal in Wasser, so kriecht es schnell wieder heraus. Aehnlich *Asterina*. Eine *Ophioderma* kroch dann in einem Falle von selbst hinein.

Um zu erfahren, ob *Asterias*, auch mit Ueberwindung von Widerständen im Wasser, aus Luft in dieses in enge Gefäße kriecht, ließ ich in letzteren schwimmende Korkstücke von unten gegen die vordringenden Radien drücken. In allen derartigen Versuchen kroch allemal das Tier an dem Kork vorbei, ohne ihn nach abwärts zu schieben.

Trotz ihrer großen Luftscheu kommen übrigens diese Echinodermen, wie viele andere, oft in die Lage, aus dem Wasser in die Luft hinein einer submarinen Schädlichkeit zu entfliehen, und manche strecken an der Oberfläche sehr oft, unter den günstigsten Bedingungen, einzelne Radien in die Atmosphäre hinein." In dieser Hinsicht werden sie von Preyer mit den Amphiben verglichen.

Die Flucht vor Süßwasser ist dagegen unter allen Umständen viel energischer, als die aus der Luft in das Meerwasser.

Anscheinend viel kompliziertere Befreiungsweisen und Fluchtbewegungen konnte indessen Preyer bei seinen weiteren Versuchen feststellen, als er den Echinodermen schwierigere Aufgaben stellte.

Auch aus diesen Beobachtungen gewann er die Ueberzeugung, daß diese Tiere „psychische“ Fähigkeiten besitzen.

„Zu den hierher gehörigen, in vergleichend-psychologischer Hinsicht besonders beachtenswerten Tatsachen (schreibt er) sind noch die Versuche der Asteriden zu rechnen, sich aus ungewöhnlichen, von ihnen niemals erlebten, verderbenbringenden Situationen zu befreien. Namentlich wünschte ich zu wissen, ob Echinodermen sich fallen lassen können, um künstlichen Zwangslagen zu entgehen; denn dieser stets auf einer Art Ueberlegung beruhende Akt läßt immer eine gewisse, wenn auch nur primitive, Intelligenz voraussetzen.“

In der Tat konnte er „mit voller Sicherheit“ für einige Arten feststellen, daß sie sich absichtlich fallen lassen. *Astropecten aurantiacus*, auf eine horizontal im Wasser an drei Schnüren schwebende Glasplatte oder eine schwimmende Korkplatte gelegt, turnt auf derselben förmlich am Rande, die Tulpenform annehmend, und läßt sich, nachdem eine dazu passende Stellung von ihm ausfindig gemacht wurde, fallen. Legt man ihn dann wieder auf die Platte, so können viele Stunden vergehen, bevor ein neuer derartiger Fallversuch gemacht wird.

Hängt man eine *Luidia* rittlings, mit dem Munde oben, auf einen dicken Stab so über dem Wasser auf, daß drei Strahlen einer-, vier andererseits herabhängen, aber keine Spitze eintaucht, dann verliert sie viel Wasser, spritzt aus einigen Strahlenspitzen sogar das Wasser aus und bewegt die Füßchen lebhaft hin und her, außer denen im Zentrum, bleibt jedoch in der unnatürlichen Lage. Wenn man aber ein Radiusende 1—2 cm tief eintauchen läßt, dann gleitet das Tier, falls es noch frisch ist, unfehlbar nach der betreffenden Seite, wie ein geschickter Turner mit großer Kraft, mittels der hakenförmig gebogenen Radien der anderen Seite sich an dem Stabe haltend, solange das Gewicht des Körpers, das nach unten zieht, nicht zu groß wird. Schließlich läßt das Tier den Halt fahren und fällt hinab.

Auch Ophiuren lassen sich fallen, wenn man sie an einem sie lose umschlingenden Faden im Wasser aufhängt, oft noch die Schlinge mit einem Radius umwickelnd, wie ein Affe den Baumzweig mit seinem Greifschwanz, ehe gleichsam der Entschluß, sich fallen zu lassen, ausgeführt wird.

Anders verhält sich in dieser Hinsicht meistens *Asterias glacialis*. Sie läßt sich nur sehr selten fallen, haftet selbst unter den ungünstigsten Verhältnissen stundenlang an einem durch ein Korkstück flottierend erhaltenen Bindfaden, Holz u. dgl., sei auch die Haftfläche noch so klein, so daß nur eine sehr geringe Anzahl von Saugfüßchen sich an ihr festsaugen kann.

Hierbei ist sogar die sonst regelmäßig eintretende Reflexirradiation eher unterdrückt. Eine *Asterias glacialis* wurde unter der Wasseroberfläche zentro-ventral an einen Kork gehalten, bis sie sich mit dem zirkumoralen Pedicellen daran festgeheftet hatte. Nun schwebte sie frei an dem halb in die Luft ragenden Korke und extendierte alle Füßchen der fünf Strahlen. Man berührte mit einem Stiftchen dieselben der Reihe nach alle und man bemerkte, daß trotz der wohl eine Stunde lang immerzu wiederholten mechanischen Reizung der lokale Reflex ausnahmslos eintrat, sogar oft bei stärkerer Reizung nicht allein Retraktion der Füßchen, sondern auch Verschluß der Ambulacralfurche. Aber die Irradiation der Reizwirkung blieb aus,

d. h. der Furchenschluß in den gereizten Radien und die Einziehung der Pedicellen im Zentrum traten nicht ein, wie es stets der Fall ist bei Reizung frei auf dem Rücken liegender Individuen.

Aus derartigen Versuchen (schließt Preyer) folgt unabweisbar, daß Seesterne sich neuen Verhältnissen sehr zweckmäßig anpassen und Gewohnheiten unterlassen, welche, wenn sie in Gefahr kommen, ihnen schädlich werden oder ein Herabfallen in unbekannte Tiefen herbeiführen würden.

Folgende Anordnung konnte jedoch auch *Asterias* gerade so wie *Luidia* zum Herabgleiten veranlassen. Legt man eine Stange unter spitzem Winkel über die Wasseroberfläche und darauf rittlings, mit der Ventralseite oben, eine *Asterias*, die mit zwei Radien einer-, drei andererseits eben in das Wasser taucht, so läßt sich in der Regel das Tier nach der Seite der drei Radien langsam hinabgleiten und hält sich mit den Spitzen der zwei anderen, zuletzt nur des einen von beiden, an der Stange fest, solange es nur irgend angeht, bis schließlich der Fall in das Wasser eintritt. Nun ist es aber (fügt Preyer hinzu) rätselhaft genug, daß trotz des Vermögens, sich fallen zu lassen und dadurch am Leben zu bleiben, dennoch manche Individuen lieber die ihnen erteilte, noch nie erlebte Stellung und Lage beibehalten und zugrunde gehen, als den Halt aufgeben.

Wenn man eine *Asterias glacialis* rittlings so auf die Stange legt, daß ein Strahl ganz aufliegt und zwei links, zwei rechts eben eintauchen, so bewegen sich zwar die Füßchen unter Wasser lebhaft, aber es kommt vor, daß die Tiere, ohne sich sonst zu rühren, noch nach 24 Stunden zum Teil vertrocknet da hängen, wo man sie hingehängt hatte, und an einer Art Histolyse absterben. Diese Tatsache (folgert Preyer) beweist, daß die einzelnen *Asterias*-Individuen von sehr ungleicher psychischer Begabung sein müssen.

Eine andere Reihe von Befreiungsbewegungen sind indessen nach Preyer noch merkwürdiger, nämlich die immer in sehr zweckmäßiger Weise vor sich gehenden Befreiungsversuche der Asteriden, welche mit großen Stecknadeln ohne irgendeine Verletzung gleichsam umzäunt und am Fortschreiten verhindert werden.

Legt man eine frische *Asterias glacialis* (mit der Dorsal- oder Ventralseite oben) auf eine schwimmende oder am Boden liegende beschwerte Korkplatte und befestigt man je eine 5—7 cm hohe, dicke Nadel mit großem Knopf in den Scheitelpunkten der fünf Winkel interradial (wie es beifolgende Figg. 19 von oben zeigen), so findet die Befreiung in der Weise statt, daß zuerst ein Strahl (*1*) so weit vorrückt wie möglich, dann die beiden Nachbarstrahlen (*2* und *5*) umgebogen, halb oder dreiviertel umgewälzt und zugleich emporgehoben werden (Fig. 19a). Ist dieses erste Stadium, welches eine Stunde und länger dauern kann, abgelaufen, dann wird einer von beiden (*2*) sehr schnell, in wenigen Sekunden (so wie Fig. 19b es angibt), dem ersten Radius (*1*) nachgeschoben. Ist einmal dieses Stadium erreicht, dann bietet das dritte und letzte (Fig. 19c, d) kaum noch Schwierigkeiten.

Sind die Nadeln sehr kurz, dann werden einzelne Radien, zum Teil beim Umlegen, über dieselben gehoben.

Sind die Nadeln zwar lang, aber sehr dünn (Insektennadeln), so findet die Befreiung, wie beschrieben, statt, indem trotz ihrer Nachgiebigkeit keine Nadel geneigt wird.

Indessen liefert das ungleiche Verhalten (fährt Preyer fort) eines und desselben Individuums in einem mit nahe nebeneinander stehenden Stecknadeln umfriedigten Viereck, Dreieck, Kreis oder Oval einen deutlichen Beweis für das psychische Anpassungsvermögen der Seesterne. Das eine Mal legt sich *Asterias* auf die Kante und schiebt

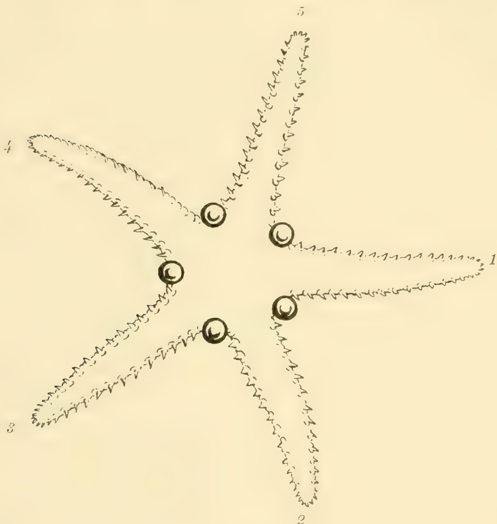


Fig. 19a.

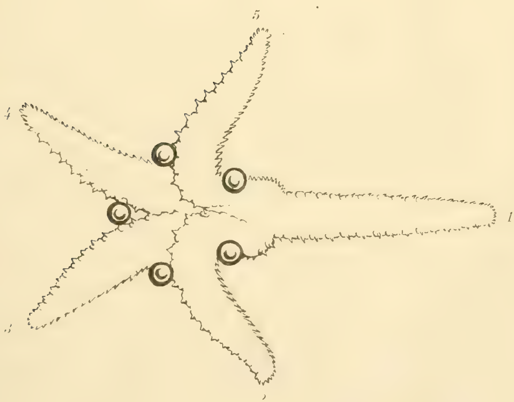


Fig. 19b.

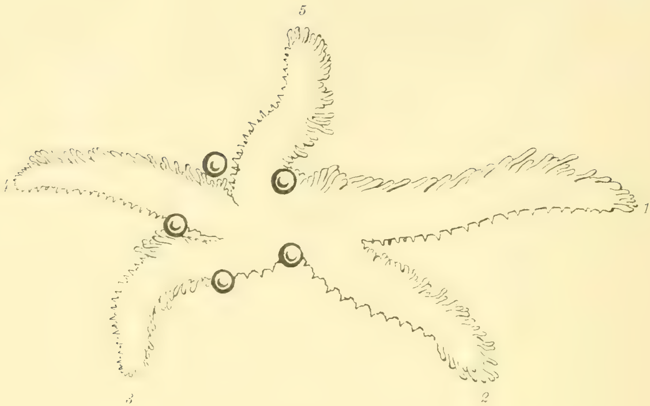


Fig. 19c.

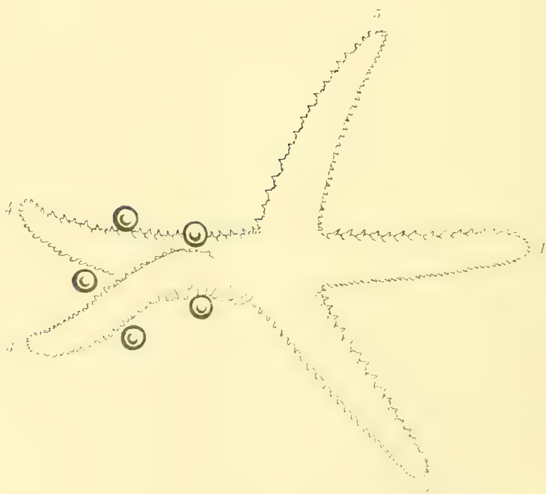


Fig. 19d.

Fig. 19. *Asterias glacialis,* die sich von den fünf umzäunenden Stecknadeln befreit (nach Preyer). a, b, c, d zeigen die vier aufeinanderfolgenden Stadien der Befreiungsbewegungen. Siehe Näheres im Text.

sich, die Radien förmlich übereinander türmend, durch die nach langem tastenden Suchen ausfindig gemachte weiteste Oeffnung der kleinen Palisaden, ein andermal verfährt es ähnlich, wie oben beschrieben, ein drittes Mal übersteigt es die Schranken. Ob ein Strahl vorher abgetrennt wurde, macht keinen wesentlichen Unterschied.

Astropecten ist wegen der geringeren Beweglichkeit und geringeren Anzahl der Pedicellen nicht so leistungsfähig. Von anderen Asteriden ist namentlich *Asterias tenuispina* bemerkenswert wegen der Geschwindigkeit, mit welcher sie durch dichtstehende Nadeln sich durchzwängt. *Asterina* verhält sich ähnlich.

Ophiuren übertreffen aber darin noch die eigentlichen Seesterne. *Ophioderma* hebt sich ohne langes Besinnen (sagt Preyer) mit zwei Radien so hoch, daß sie ihre Scheibe über die Nadeln schieben kann, und wenn sie zu hoch sind, legt sie sich, wie *Ophiomyxa*, auf die Seite und schiebt sich kräftig durch. Wie dabei die Nadeln stehen, ob im Fünfeck oder im Kreise, ist nicht von Belang und eine derartige Abwechslung der Umfriedigungsweise nur von Interesse, weil man dadurch die Tiere auch zu Abänderungen ihres Befreiungsmodus bewegen kann. Bald suchen sie sich durchzuzwängen, bald sich durch Umlegen durchzuschieben. Wenn die eine Methode versagt, wird die andere angewendet, wie von intelligenten Wirbeltieren.

Es ist überflüssig (schreibt Preyer), noch weitere Versuche zu beschreiben, welche zeigen, wie zweckmäßig See- und Schlangensterne sich aus elastischen Ringen, vielfach verschlungenen Fäden, Netzen, dicht sie umwickelnden Strängen von Watte u. dgl. mehr befreien. Immer aufs neue fesselt die Sicherheit und, man könnte fast sagen, Eleganz, mit der alles Störende abgestreift wird, den Beobachter. Auch ist die Anzahl der überflüssigen Torsionen, Tastbewegungen, Lokomotionen hierbei um so geringer, je öfter ein Individuum in solcher Weise in Verlegenheit gesetzt worden ist. Die Befreiung findet noch dazu kaum zweimal nacheinander genau in derselben Weise statt.

„Diese sekundären Veränderungen (schließt Preyer) sind es aber nicht, welche mich bewogen, gerade den Flucht- und Befreiungsversuchen besondere Aufmerksamkeit zuzuwenden, sondern der Wunsch, sichere Tatsachen für die selbständige psychische Aktion der Seesterne zu gewinnen. Daß diese nun vorliegen, somit die Ansicht, die Echinodermen seien lediglich Reflextiere, falsch ist, kann nicht bezweifelt werden. Dabei ist die einheitliche Leitung, der „Consensus" aller Teile des fünf- oder siebenfachen Nerven- und Muskelsystems nicht weniger, als die Mechanik der Ausführung eines unverkennbar vorher gefaßten Befreiungsentschlusses, vom größten physiologisch-psychologischen Interesse."

Im folgenden Abschnitt „die Autotomie oder Selbstamputation" bespricht Preyer mehrere an den verschiedensten Echinodermen beobachtete Fälle dieser Erscheinung. Nach ihm würde es sich dabei um einen Vorgang eigentümlicher Art und nicht immer um einen Reflex (wie Fredericq für Crustaceen annimmt, s. u.) handeln. „Denn die plötzliche Zerklüftung der Ophiurenstrahlen in der Luft, der Crinoiden im warmen Wasser paßt dazu ebensowenig wie die durch elektrische Reizung herbeigeführte wiederholte Teilung eines bereits autotomierten Stückes. Keinenfalls würde also hier ein

Reflex mit Beteiligung des Zentrums, sondern höchstens ein peripherer Reflex anzunehmen sein.

Wenn man aber (fügt Preyer hinzu) von dieser Hypothese allein ausgehen wolle, dann erscheint es unverständlich, daß in vielen Fällen, namentlich bei Ophiuren, die Zerstörung der zentralen Uebergänge des Radialmarks in den Nervenring eine Erschwerung und Aufhebung der Selbstamputation bedingt, daß gerade in schwierigen Situationen, z. B. beim Hineinkriechen aus Luft in enge mit Seewasser gefüllte Gefäße, ein Radius zentral, wie nach kluger Berechnung, abgeschnürt wird, daß in fauliger Zersetzung befindliche, durch Schnitte, Stiche, Quetschungen, Aetzungen, Umschnürungen untauglich gemachte Strahlen oberhalb der schadhaften Stelle höchst zweckmäßig abgelöst werden u. dgl. mehr."

Also auch hierbei sieht Preyer das Eingreifen bestimmter psychischer Tätigkeiten.

Von seinen Beobachtungen über die Neubildung abgetrennter Teile sei hier erwähnt, daß die Ophiuren im allgemeinen bezüglich der Regeneration abgelöster Strahler insofern von den Asteriden verschieden sich verhalten, als bei ihnen ein ohne ein Stück der Zentralscheibe abgetrennter Radius außer stande ist, erstere neu zu bilden, während Asteriden es vermögen. Dies wäre nach Preyer ein Beweis dafür, daß bei Ophiuren das nervöse Zentrum eine erheblich höhere physiologische Dignität als bei Asteriden hat.

In einer weiteren Versuchsreihe nahm sich Preyer vor, festzustellen, ob die verschiedenen Strahlen wirklich funktionell gleichwertig sind. Die zu ermittelnde Frage war, ob Seesterne bei ihren Lokomotionen, namentlich Fluchtversuchen, mit einem Radius öfter als mit den anderen vorangehen, weil dann ein Radialmark mit seinem Zentrum physiologisch entschieden höher stehen und ein Radius gleichsam die Führung der anderen übernehmen würde. Die mühsamen Versuche, deren Beschreibung hier wegfallen muß, führten Preyer zu dem Schluß, daß die physiologische Gleichwertigkeit der Strahlen gleichstrahliger Seesterne, falls sie unversehrt sind, als im höchsten Grade wahrscheinlich angesehen werden kann.

Im letzten Abschnitt seiner Versuche untersuchte Preyer die Abhängigkeit der Bewegungen von Sinneseindrücken. Untersucht wurden Lichtsinn, Geschmacksinn, Geruchsinn und Tastsinn. Namentlich seien hier einige von ihm in Zusammenhang mit dem Geruchsinn beobachteten Tatsachen erwähnt, die mit denen an anderen Tieren (z. B. Cölenteraten und Octopoden) im wesentlichen übereinstimmen. Er fand (wie Romanes) z. B., daß nur hungernde normale Echinodermen das Krabbenfleisch von weitem erkennen und zu ihm heraneilen.

Ein merkwürdiges Schauspiel gewährt die langstrahlige ungemein geschickte *Ophiomyxa* beim Ergreifen der schon vorher — ohne Zweifel durch den Geruch — erkannten Nahrung. Kleine tote Fische umspannt und umschlingt sie und führt dieselben dann, wie *Ophioderma,* an den Mund. Andere ähnlich gestaltete Gegenstände werden zwar auch so berührt, umspannt und bewegt, z. B. kleine Stücke einer Glasröhre, Radien lebender Seesterne, aber schnell wieder losgelassen, wenn sie sich nicht zur Nahrung eignen. Also ist wahrscheinlich der

Tastsinn (schließt PREYER) nicht weniger wichtig zur Unterscheidung des zur Einführung in den Magen Tauglichen und Untauglichen, wie der Geruchsinn.

Ist einmal von einem unversehrten Seestern mit leerem Magen passende Nahrung durch den Geruch, den noch problematischen Geschmack und den Tastsinn, oder alle drei Sinne zusammen, gefunden worden, dann pflegt er, mit ungeheurer Gier, so viel wie möglich an den Mund zu bringen und so schnell wie möglich die Einführung in den Magen zu bewerkstelligen.

Einmal sah ich (fügt PREYER hinzu), wie eine kleine *Asterias glacialis* nicht weniger als fünf verschiedene Stücke, die ich um sie herum ganz getrennt auf den Boden des Behälters gelegt hatte, nämlich einen Fischkopf, einen Fischschwanz, einen halben Fisch, einen ganzen toten Fisch und einen noch zuckenden halb zerquetschten *Amphioxus*, schnell nacheinander, mit ihren Ambulacralfüßchen sich daran festheftend, an sich nahm, gegen die Mundöffnung hin transportierte (durch das Spiel der Füßchen) und dann aussog und, soweit es anging, in den Magen drückte.

Hat einmal ein Seestern seine Beute halb verschlungen, so läßt er sie nicht einmal dann fahren, wenn man ihn umwendet. Er pausiert nur, bis er sich in die gewohnte Lage zurückversetzt hat, und frißt dann ruhig weiter.

Wenn eine *Asterias glacialis* schnell nacheinander mehrere Fisch-, Krabben-, Molluskenstücke an sich genommen hat, um sie der Reihe nach auszusaugen oder ganz in den Magen einzuführen, dann hält sie mit vielen Ambulabralfüßchen die nicht im Augenblick in der Mundöffnung oder dicht an derselben befindlichen Stücke fest, und dabei kann sogar z. B. die linke Füßchenreihe eines Strahles und die rechte des Nachbarstrahles sich über dem Objekte kreuzen, so daß dieses nun von zwei Strahlen sehr festgehalten wird. Ist das Objekt schmal genug, etwa ein *Amphioxus*, so wird es auch öfters in der sich verengernden Ambulacralfurche festgehalten, bis der Mund wieder frei ist, und dann dahin gerückt.

Die erwähnten, zum Teil sehr komplizierten und erblichen Bewegungen (folgert PREYER) lassen es nicht mehr zweifelhaft erscheinen, daß wenigstens im Zustande der Inanition eine große Erregbarkeit spezifischer Geruchsnerven und eine feste Verbindung der letzteren mit koordinierenden Zentren vorhanden sein muß.

Im letzten Abschnitt seiner Abhandlung betont PREYER einige der obigen Schlußfolgerungen. Auch hier wird wiederum das Hauptgewicht auf den „Nachweis" gelegt, „daß die Strahltiere, wenigstens die Asteriden, Ophiuren und Crinoiden, eine ganze Reihe von Bewegungen ausführen, welche nicht rein reflektorischer Natur sein können, sondern eine gewisse Intelligenz voraussetzen lassen, während bis jetzt ausdrücklich hervorgehoben wurde, andere als Reflexbewegungen seien bei Echinodermen nicht zur Beobachtung gekommen". In dem Bestreben, diesen Tieren psychische Tätigkeiten zuzuschreiben, geht er sogar noch weiter, denn er schließt seine Abhandlung mit folgenden Worten ab:

„Nachdem einmal nachgewiesen worden, daß ihnen eine gewisse Intelligenz zukommt (da sie sich an vorher nie erlebte Verhältnisse anpassen lernen und aus schwierigen Situationen in der zweckmäßigsten Weise befreien), muß man ihnen auch das Vermögen, zu wählen,

d. h. einen Willen, zuerkennen. Somit kommen die fundamentalen Attribute dessen, was gewöhnlich Seelentätigkeit genannt wird, Empfindung, Wille und Verstand, den Asteriden und Ophiuren zu. Aber sie bieten die Eigentümlichkeit dar, daß ihre Seele fünffach (siebenfach usw.) ist, fünf gleichartige Substrate hat, die miteinander in fester organischer Verbindung stehen."

Doch ist gerade der Nachweis, den Preyer für die Existenz der psychischen Tätigkeiten bei den Echinodermen erbracht zu haben glaubte, nicht zwingend und stichhaltig. Seine ganze Beweisführung fußt in dieser Hinsicht auf der Voraussetzung, daß die äußeren Reizwirkungen, auf welche die Echinodermen in der zweckmäßigsten Weise reagieren, nie vorher von ihnen erlebt wurden. Da diese Voraussetzung, von der er ja ohne weitere Begründung ausgeht, die wesentliche Grundlage seiner Argumentation für die Annahme einer Psyche bei den Echinodermen darstellt, müssen wir sie etwas genauer analysieren.

Bei unseren Betrachtungen wollen wir von der Frage absehen, ob eine derartige Beweisführung wirklich zu dem Schluß auf die Existenz einer Psyche berechtigt, und uns nur darauf beschränken, zu bemerken, daß die von Preyer angebrachten Reizwirkungen, obwohl anscheinend neu, doch nicht in ihren Elementen neue, d. h. nie von den Tieren bislang erlebte Reizungen darstellten.

Denn auch hier kann man dasselbe wiederholen, was wir schon oben bezüglich einiger Abwehrbewegungen (des Kautschukringes) bemerkt haben (p. 164). Gewiß haben Asteriden in ihrem normalen Leben sich nie von solchen Hindernissen zu befreien gehabt, wie sie der Experimentator durch Befestigung ihrer fünf Arme mit fünf Nadeln verwirklicht. Andererseits ist es aber ebenso sicher, daß die Tiere in ihren normalen Lebensbedingungen in derartige Lagen kommen können, welche die freien Bewegungen eines oder zweier Arme behindern, und von denen sie sich durch geeignete Reflexe befreien müssen. Da diese elementaren Reflexmechanismen allen fünf Armen eigen sind, so versteht sich von selbst, daß die Tiere, dem obigen Experiment ausgesetzt, mit zweckmäßigen Reaktionen aller ihrer Arme antworten konnten.

Die Eigenschaften der Zweckmäßigkeit und der Koordination kommen, wie wir heute sicher wissen, allen Reflexen zu. Auf Grund deren ist man nicht dazu berechtigt, psychische Tätigkeiten zu postulieren.

O. C. Glaser (6) hat übrigens unter Jennings' Leitung an *Ophiura brevispina* Untersuchungen angestellt, um die Schlußfolgerung Preyers nachzuprüfen, daß die Ophiuren „intelligente" Tiere seien. Das Merkmal der Intelligenz wird nach Glaser wesentlich darin bestehen, das Verhalten gegenüber bestimmten Reizen durch Erfahrung zu ändern. Die Umwandlung eines physiologischen Zustandes kommt leichter und rascher zustande, nachdem sie zu wiederholten Malen auftrat (Jennings).

Dabei beobachtete Glaser verschiedenartige, zum Teil den früheren Forschern unbekannte Bewegungsarten bei der Lokomotion und dem Umdrehreflex. Bei Wiederholung des Versuchs von Preyer mit dem Kautschukring konnte Glaser zwar dessen Angaben durchaus bestätigen. Trotzdem darf man jedoch auch nach Glaser nicht auf eine Intelligenz dieser Tiere schließen.

c) v. Uexkülls Untersuchungen.

Den zahlreichen Untersuchungen, die v. Uexküll (19—26) an mehreren Echinodermen, namentlich an Seeigeln angestellt hat, ist leider weniges bezüglich der Physiologie des Nervensystems dieser Tiere zu entnehmen. Der Grund hiervon liegt wesentlich in dem Umstand, daß er in der Darstellung seiner Versuchsergebnisse unhaltbare theoretische Anschauungen und Deutungen mit den Beobachtungen zusammenwirft. Die fundamentale Anschauung v. Uexkülls über die im Nervensystem sich abspielenden Vorgänge fußt nämlich auf einer grobmechanischen Erklärung einiger Versuche unter Vernachlässigung aller übrigen, durch andere Forscher zutage geförderten Daten, insbesondere derjenigen, denen man heute mit Recht einen großen Wert beimißt, d. h. jener, die sich auf den Stoff- und Kraftwechsel der Zentren beziehen.

Ein lehrreiches Essay findet man in dem Abschnitt, in dem v. Uexküll in seiner jüngst erschienenen zusammenfassenden Darstellung (26) die Eigenschaften der Zentren nach denen der Muskeln der Seeigel bespricht.

„Das Studium der Muskeln (schreibt er) weist uns auf einen außerhalb liegenden Faktor hin, von dem die Erregung herstammt. So werden wir zur Betrachtung des Nervensystems hingeführt, das den Muskeln zunächst liegt. Im Seeigelstachel befindet sich über den Muskeln ein nervöser Ring, der Nervenfasern und Ganglienzellen enthält.“ Diese peripheren, innig mit den Muskelelementen vermischten nervösen Gebilde stellen die „Muskelzentren“ Uexkülls dar.

„Ein jedes Muskelzentrum (fährt er fort) steht außer mit seinen Gefolgmuskeln und seinen Nachbarzentren auch noch in Verbindung mit dem weitverzweigten Hautnervensystem. Dieses umzieht in zahlreichen Netzen die ganze Oberfläche des Seeigels. Aus diesen Netzen treten ferner Nebenbahnen in das Innere der Kalkschale und bilden hier die Seitennerven der Radialnerven.“

Nach der Erwähnung obiger Anschauungen über die Verbindungen und morphologischen Eigenschaften des Nervensystems dieser Tiere, die ja mit den herrschenden übereinstimmen, wird folgender Fundamentalversuch angegeben:

„Wird ein Radialnerv durch Nikotin in Erregung versetzt, so pflanzt sich die Erregung bis zu den Stachelmuskeln hin fort, die erst in heftige Bewegung geraten, dann aber im Sperrkrampf unbeweglich stehen bleiben. Umspült man dagegen das Radialnervensystem mit kohlensaurem Seewasser, so werden nach kurzer Zeit alle Muskeln schlaff und die Stacheln senken sich der Schwere nach herab. Beide Wirkungen fallen fort, wenn man zuvor die Seitennerven durchschnitten hat.“

Die erste sich sogleich aufdrängende einfache Deutung dieser verschiedenen Wirkung wäre ja die, daß Nikotin eine wirklich erregende Wirkung, Kohlensäure dagegen eine lähmende (narkotisierende) Wirkung auf die Zentren entfaltet. Eine derartige Annahme steht ja auch in Einklang mit anderweitigen Beobachtungen über die Wirkung dieser Gifte. v. Uexküll schließt dagegen ohne weiteres folgendermaßen:

„Daraus ergibt sich die Vorstellung einer Erregung, die einmal (bei der Nikotinwirkung) von den Radialnerven kommend, durch die

Seitennerven von innen nach außen zu den Zentren der Stachelmuskeln geflossen ist, das andere Mal (bei der Kohlensäurewirkung) von den Muskelzentren kommend durch die Seitennerven von außen nach innen fließend, zu den Radialnerven gelangt ist. Wie zwei Reservoire stehen die Muskelzentren und die Zentren der Radialnerven vor unseren Augen da, sich gegenseitig die Erregung zusendend. Ob wir die Ganglienzellen in diesem Falle als die Reservoire ansprechen dürfen, ist zwar verführerisch, aber nicht nachgewiesen."

Von dieser Vorstellung (die ja dem längst überwundenen Standpunkt der älteren Forscher gleicht, nach welchem das Nervenprinzip als ein Fluidum innerhalb der Nervenröhren aufgefaßt wurde), zu der v. Uexküll durch die irrige Deutung einiger Versuchsergebnisse gelangte, kann er sich nicht mehr befreien. Die „Erregung" (die er früher mit dem Namen „Tonus" belegte) bedeutet somit für v. Uexküll (und Jordan) nicht etwa den Tätigkeitszustand des Nervensystems, der durch physikalisch-chemische Vorgänge der lebendigen Materie höchst wahrscheinlich herbeigeführt wird und eine vorübergehende Erscheinung darstellt, die, nachdem sie den Muskel oder die Drüse zur Tätigkeit veranlaßt hat, erlischt. Die „Erregung" ist für v. Uexküll vielmehr ein unveränderliches, gleichbleibendes, für motorische wie für sensible Fasern gleichartiges Ding, das sich innerhalb der Nervenbahnen passiv bewegt, und z. B. notwendigerweise dorthin fließt, wo sein Druck am niedrigsten ist.

„Die Tatsache (wiederholt er weiter unten), daß es möglich ist, durch Vergiftung mit Kohlensäure die zentralen Reservoire so zu beeinflussen, daß die Erregung aus den peripheren Reservoiren . . . . zentralwärts abfließt, ist ein unwiderlegbarer Beweis dafür, daß die Erregung etwas passiv Bewegtes ist."

Ein anderer Versuch, der ebenfalls irrig gedeutet wird und außerdem nach Mangolds Kontrollversuchen (12) keine Allgemeingültigkeit besitzt, bildet für v. Uexküll die Basis seiner fundamentalen Gesetze des Erregungsverlaufes im Nervennetze.

„Man bringe die Muskeln eines Seeigelstachels durch das Auflegen einer Last einseitig zur Erschlaffung. Dann beginne man in größerer Entfernung die Haut an einer den erschlafften Muskeln vis-a-vis liegenden Stelle zu reizen. Dann werden, abgesehen von den der Reizstelle zunächstliegenden Stacheln, alle übrigen Stacheln in völliger Ruhe verharren. Einzig die weitabliegenden erschlafften Muskeln verkürzen sich." Schlußfolgerung v. Uexkülls: „Es ist aber die von der Reizstelle ausgehende Erregung, die (wie man beweisen kann) dabei die Radialnerven passiert, um sich überall hin auszubreiten, nur in die erschlafften Muskeln des einen Stachels eingedrungen; an allen anderen ging sie spurlos vorüber. ‚Es fließt die Erregung in einfachen Nervennetzen immer den erschlafften Muskeln zu', so lautet diese fundamentale Beobachtung als Gesetz gefaßt."

„Das Zentralnervensystem (sagt v. Uexküll weiter unten) vermag weiter nichts als Erregungen zu ordnen. Wenn es mit dieser Fähigkeit allein den ganzen Körper regieren soll, so kann das nur geschehen, wenn einerseits alle Reize der Außenwelt in Erregung umgesetzt werden, andererseits alle Körperbewegungen durch Erregungen auszulösen sind. Um aber die Körperbewegungen ordnungsgemäß auslösen zu können, muß das Zentralnervensystem in jedem Augen-

blick über den Zustand der Muskeln orientiert sein." Dies ist ja richtig, und hierzu dienen die afferenten Nerven der Muskeln, die die Muskelempfindungen vermitteln. Doch sind die zahlreichen Befunde, welche die afferente Innervation der Muskeln sicherstellen, für v. UEXKÜLL etwas Unbekanntes oder zum mindesten etwas ohne weiteres zu Vernachlässigendes. Hierzu dienen lediglich seine „Repräsentanten", das sind seine Muskelzentren. „Der Muskel hat nicht nur blind dem Zentrum zu gehorchen, wenn dieses ihm Erregungen zusendet. Nein, der Muskel hat auch die Fähigkeit, sein Zentrum zu beeinflussen. Und das Zentrum ist einerseits der Herr des Muskels, andererseits sein Repräsentant, der entsprechend dem Zustand des Muskels sich den Erregungen im zentralen Netz gegenüber verschieden zu verhalten hat."

Die Anschauungen werden noch besser weiter unten erläutert.

„Ein Zentrum ist ein Organ, das Erregungsverschiebungen bewirkt. Alle Zentren stehen durch nervöse Leitungsbahnen miteinander in direkter oder indirekter Verbindung. Alle vermögen sich Erregung gegenseitig zuzuschieben und Druck mit Gegendruck zu beantworten. Dadurch erhalten sie alle Fühlung miteinander. Allein durch dieses Verhalten der Zentren ist es möglich, daß eine von den Rezeptionsorganen herkommende dynamische Erregungswelle ihren richtigen Weg vorgeschrieben findet und allein in jene Repräsentanten einbricht, die infolge der Erschlaffung ihrer Muskeln selbst auch keinen genügenden Gegendruck besitzen und ihr daher keinen Widerstand leisten können."

In Anschluß daran konnte er sehr leicht zu folgendem Gedanken gelangen, der der sogenannten Bipolarhypothese JORDANS entspricht. „Man kann die Erregungswelle als einen Vorgang betrachten, der sowohl von seinem Ausgangspunkt wie von seinem Zielpunkt gleichzeitig beeinflußt wird."

Dies ist also die Vorstellung v. UEXKÜLLS über die Nervenvorgänge. Wie man sieht, fußen seine einfachen Anschauungen auf zweierlei Voraussetzungen: a) die Erregung als passiv Bewegtes, überall im ganzen Nervensystem gleichartig, in ihrer Intensität vielleicht variierbar, doch nicht in ihrer Qualität, fließt und läuft wie eine Flüssigkeit oder eine Art homogener Energie innerhalb des Nervensystems von der Peripherie zu den Zentren oder umgekehrt, je nach den herrschenden Spannungs- oder Potentialänderungen; und b) das gesamte Nervensystem gleicht einem vielverzweigten System von Röhren und Reservoiren, innerhalb deren die „Erregung" fließt.

Die Unzulänglichkeit der zum Nachweis einer solchen Anschauung herbeigezogenen Versuchsergebnisse haben wir oben klargestellt. Die Unhaltbarkeit einer derartigen Lehre ergibt sich aber ferner sehr deutlich, wenn man deren Folgen den heute festgestellten Tatsachen über die Funktionen des Nervensystems gegenüberstellt.

Daß ein solcher Begriff den bekannten neueren Kenntnissen im Gebiete des Stoffwechsels und des chemischen Geschehens innerhalb des Nervensystems überhaupt keine Rechnung trägt, haben wir schon oben gelegentlich erwähnt.

Doch ergibt sich die Unhaltbarkeit eines solchen Begriffs noch deutlicher, wenn man die Natur der „Erregung", wie sie hier aufgefaßt wird, näher betrachtet. Denn hier wird die „Erregung" einfach als ein völlig gleichartiger Vorgang, sowohl in den motorischen wie in den

afferenten Nervenfasern, ja sogar innerhalb der verschiedenen Nervenzentren selbst aufgefaßt. Doch wissen wir auf das Bestimmteste, daß ein derartiger Begriff der „Nervenerregung" überhaupt zu verwerfen ist. Alle Tiere unterscheiden sehr wohl nicht nur die motorische von der sensiblen Erregung, sondern sind imstande, die verschiedenen afferenten Erregungen, die von verschiedenen peripheren Reizen entstehen, auch sehr wohl voneinander zu sondern. Wie könnte sonst die Verschiedenartigkeit der Reflexe auf verschiedene Reizarten erklärt werden? Auf Schritt und Tritt sehen wir immer, daß es spezifisch wirkende Reize gibt, auf welche die Tiere mit spezifischen Reflexen reagieren, wie z. B. bei den Ernährungsreflexen. So kennen wir Tatsachen, die auf die Existenz verschiedener Zentren mit spezifischen Eigenschaften direkt hindeuten.

Daß v. Uexküll und Jordan zu einer solchen unhaltbaren Vorstellung gelangt sind, wird vielleicht nur dadurch erklärbar, daß sie in ihren Erörterungen bloß Versuchsergebnisse in Betracht zogen, die sie durch eine Art Reize, nämlich künstliche Reize erzielten, welche, wie wir oft gesehen haben, von vornherein nicht ohne weiteres imstande sind, über das Wesen der normalen Nerventätigkeit etwas auszusagen.

d) Mangolds Untersuchungen.

Auch Mangold (10—13) analysierte die verschiedenen koordinierten Bewegungen der Füßchen der Seesterne, von denen er nicht bloß die Kriechbewegungen, sondern auch eine andere von ihm nachgewiesene Bewegungsart, d. i. das Eingraben in den Sand berücksichtigte.

Zur Erklärung der Tatsache, daß bei den Kriechbewegungen eine so außerordentlich zweckmäßig erscheinende gemeinsame Aktion der Füßchen zustande kommt, könnte man zunächst daran denken, daß auch hier, wie beim Regenwurm, die Koordination der verschiedenen Füßchen oder Segmente des Tieres rein reflektorisch entsteht. „Wenn durch die Vorwärtsbewegung der Füßchen eines Armes (schreibt Mangold) das ganze Tier in einer Richtung bewegt wird, so werden die gerade dem Boden anhaftenden Füßchen der anderen Arme auch in dieser Richtung von der Unterlage abgezogen und müssen sich dann auch in der dadurch bestimmten Richtung zu ihrer Armlängsachse wieder völlig einziehen, um sich in gleicher Richtung auch weiter zu bewegen und so ohne besondere nervöse koordinierende Impulse die Fortbewegung des ganzen Tieres in der von dem vorangehenden Arme eingeschlagenen Progression zu unterstützen." Diese Auffassung wird jedoch durch Durchschneidungsversuche widerlegt.

Durchschneidet man einem Seestern (*Asterina gibbosa, Astropecten, Luidia* und anderen Arten) den Radialnerven in der Ambulacralfurche eines Armes nahe an dessen zentralem Ende, so ziehen sich die Füßchen des operierten Armes zunächst ein, und es erfolgt eine Fluchtbewegung des übrigen Tieres gewissermaßen von der Neurotomiestelle als dem Reizort fort, indem einer oder die beiden gegenüberliegenden Arme vorangehen und der neurotomierte passiv nachgezogen wird. Nach kürzerer oder längerer Zeit kommen auch in diesem die Füßchen wieder hervor zu meist nur wenig ausgiebigen Bewegungen, doch auch wenn sie sich weiter hervorstrecken, geschieht es nicht mehr in der Marschrichtung des ganzen Tieres. Sobald sie bis zur Glaswand vor-

gestreckt sind, haften sie daran teilweise sogar unzweckmäßig lange, so daß sie dadurch die Fortbewegung des Seesternes hemmen, und oft erst wenn sie über das normale Maß ausgedehnt sind, lassen sie wieder los und werden nun bei der Retraktion natürlich in der Marschrichtung nachgezogen. Niemals mehr bewegen sich die im neurotomierten Arme eines Seesternes peripher von der Schnittstelle befindlichen Füßchen koordiniert mit denen der anderen Arme.

Hier unterscheidet sich also die Koordination der verschiedenen Segmente bei den Lokomotionsbewegungen wesentlich von derjenigen des Regenwurmes (vgl. oben p. 116 f., 124 f.).

Aus weiteren Beobachtungen folgerte ferner Mangold, daß der nervöse, durch den zentralen Nervenring und die Radialnerven vermittelte Impuls sich allein auf die Richtung der Fortbewegung beziehen kann, während er in anderen Fällen die Füßchen außer zum Vorstrecken in der Marschrichtung auch noch zu Gehbewegungen veranlaßt, wenn auch ein fester Boden fehlt. Andererseits läßt sich daraus schließen, daß die typischen Gehbewegungen der Füßchen von der Berührung des Bodens abhängig sein können, während sie indessen auch durch zentrale nervöse Impulse allein erfolgen.

Eine Bestätigung obiger Annahme ist wohl in dem weiteren Versuchsergebnis (das sich ebenfalls von dem an Regenwurm unterscheidet) zu erblicken, daß nämlich die Bewegungskoordination der Füßchenreihen durch den Ausfall oder die anderweitige Inanspruchnahme einiger Füßchen nicht gestört wird, sofern nur die Radialnervenleitung nicht unterbrochen ist. Diese „anderweitige Inanspruchnahme“ einiger Füßchen kann darin bestehen, daß sie zugleich ein Fleischstück festhalten oder zum Maul befördern. Dann ist zu sehen, wie die Füßchen der zentralen Armenden weiter die Beute festhalten in mundwärts gerichteter Stellung, und wie gleichzeitig sämtliche übrigen Füßchen aller Arme koordiniert an der Glaswand entlang marschieren.

Fast noch schöner (fügt Mangold hinzu) ist diese Erscheinung an fressenden Asterinen zu sehen, welche sich durch die sogenannte Selbstwendung aus Rückenlage umdrehen. Es sind dabei wieder die den Mund umgebenden Füßchen zentralwärts über die Beute gebogen, während die übrigen Füßchen nach derjenigen Seite hin ausgestreckt sind, nach welcher die von zwei Armen geleitete Umdrehung erfolgt, während also im übrigen völlige Koordination besteht, welche offenbar an den Stellen der Radialnerven, wo die lokal zugehörigen Saugfüßchen anderweitig und ebenfalls miteinander koordiniert beschäftigt sind, keine Unterbrechung oder Störung findet. An der Grenze der sich zentral- bezw. peripherwärts ausstreckenden Füßchen eines Armes sieht man einige derselben sich bald an der zentralen, bald an der peripheren Beschäftigung beteiligen.

Die Beteiligung der Füßchen bei Nahrungsbewegungen besteht übrigens außer in dem Festhalten der Nahrungsstücke auch in dem Ergreifen und mundwärts Weitergeben derselben entlang der Arme von ihrer Spitze her, ähnlich wie dies z. B. bei den Cephalopoden der Fall ist. Bei diesen Bewegungen der Füßchen wird zugleich das jeweilig den Bissen festhaltende Armstück vom Boden hochgehoben.

Die Koordination der Füßchen bei den Lokomotionen besteht auch, wenn die Rückenhaut einer Strecke des Armes abgeschnitten wird. In dem so verletzten Gebiete (*Astropecten pentacanthus*) ziehen sich zwar die Füßchen ein, doch gehen die Füßchen zentral und peripher von

der operierten Stelle stets völlig koordiniert in der Marschrichtung des ganzen Seesternes mit.

In Anschluß an die scheinbar spontanen Lokomotionsbewegungen, deren Zustandekommen und Richtung Mangold jedoch auf die mannigfaltigen normalen Reize beziehen möchte, bespricht er die durch bestimmte künstliche schädliche Reize ausgelösten Fluchtbewegungen. Durch solche Bewegungen sucht das Tier im allgemeinen (was ja auch die früheren Forscher gesehen hatten), sich vom Reizorte zu entfernen. Besondere Erwähnung verdient folgende Beobachtung.

Wird *Asterias glacialis* etwa in der Mitte eines Armrückens mit faradischen Reizen kurz gereizt, so ziehen sich zunächst sofort die der gereizten Hautstelle entsprechenden Füßchen etwas ein, bei starkem Reiz kann sogar hier ein völliges Einziehen der Füßchen und ein Schließen der Ambulacralfurche erfolgen. Dann beginnen zunächst in dem betreffenden Arme sämtliche Füßchen von der Reizstelle her sich nach dem zentralen Ende desselben hin vorzustrecken, wobei besonders hervorzuheben ist, daß dies auch bei den peripher vom Reizorte liegenden Füßchen des gereizten Armes der Fall ist, bei welchen dies also zunächst ein Hinneigen zum Reizort bedeutet. Sobald nun diese Bewegung als Ausdruck der sich fortpflanzenden Erregung bis zum Zentrum des Tierkörpers weitergeschritten ist, breitet sie sich durch den Nervenring und die übrigen Radialnerven in alle übrigen Arme aus, indem nun in diesen die Füßchen, von den zentralen Armenden beginnend, in der vom gereizten Arme her gleichsam kommandierten Marschrichtung, d. h. genau in der Richtung vom Reizorte weg, sich ausstrecken.

Durchtrennt man den Radialnerven eines Armes nahe der Basis desselben, so kann man feststellen, daß die an diesem Arm durch Reize ausgelöste Fluchtbewegung nicht über den der Neurotomiestelle entsprechenden Armquerschnitt hinübergeht, indem die übrigen Arme mit ihren Füßchen in völliger Ruhe bleiben. Reizt man dagegen einen der unverletzten Arme, so treten die Fluchtbewegungen in allen Armen ein, nur im operierten geht die Erregung wieder nicht über die Operationsstelle hinaus.

Dadurch wird bewiesen, daß die die Fluchtbewegungen auslösende Erregung durch das Radialsystem vermittelt wird, und daß kein leitendes nervöses Hautnetz existiert, wie Romanes zuerst annahm.

Der Radialnervenstrang würde nach Mangold für die Koordination der Füßchen eines Armes genügen, während der Nervenring nur die Bewegungen der einzelnen Arme koordinierend verbindet.

Eine andere von Mangold beschriebene und untersuchte Fortbewegungsart der Seesterne ist das Eingraben in den Sand, eine Fähigkeit, die jedoch bei den einzelnen Arten verschieden entwickelt ist. So pflegen sich *Luidia ciliaris* wie die *Astropecten*-Arten *aurantiacus, pentacanthus, bispinosus, squamatus* im Aquarium durch völliges Vergraben dem Blick der Beschauer zu entziehen und bringen vielleicht den größten Teil ihres Lebens unter dem Sande zu; andere Formen, wie z. B. *Palmipes membranaceus*, sieht man seltener und auch nur unvollkommen graben, *Asterina gibbosa* und *Panceri* nur im anormalen Zustande, während endlich die *Asterias*-Arten und *Echinaster sepositus* diese Bewegungsform nicht zu kennen scheinen.

Die das Eingraben bewirkenden Organe sind wieder die Füßchen beider Reihen des Armes, welche sich dabei nicht wie beim Marschieren in gleicher Richtung ausstrecken, vielmehr seitlich auseinanderschlagen. Sie höhlen hierdurch den Boden unter den Armen aus und schaffen den Sand seitlich heraus, der sich wallartig auftürmt, um nach der Rückenmitte der Arme wieder zusammenzurücken. Auch hier ist die Tätigkeit der Füßchen im ganzen Tiere völlig koordiniert, und die Koordination erfolgt ebenfalls durch das Radialnervensystem.

Selbst nach Durchschneidung des Radialnerven kann nämlich das von der Neurotomiestelle peripher gelegene Armstück noch graben, doch nicht mehr koordiniert mit den anderen Armen. Wie ein neurotomierter, so kann auch ein abgeschnittener oder durch Autotomie abgetrennter Arm noch in sich koordiniert graben.

Spezifische Reize, die das Eingraben auslösen würden, konnte Mangold nicht ausfindig machen.

An Schlangensternen, die ebenfalls Grabebewegungen ausführen, sah jedoch Mangold, daß auf leise Berührung der Rückenhaut das Graben prompter als bei den Seesternen einsetzte. Hierdurch wird nach Mangold die Auffassung des Eingrabens im Sande als einer Art Fluchtbewegung gestützt.

Das Zustandekommen dieser Grabebewegungen wird jedoch noch durch andere Faktoren bestimmt. Ein Hauptfaktor wird von der Berührung der Füßchen mit Sand dargestellt. Denn auf Glasboden treten niemals die in beiden Reihen der Füßchen nach auswärts gerichteten Bewegungen ein. Wenn man hingegen einer auf dem Rücken liegenden *Ophioglypha* Sand aufstreut, so befreit sie sich auch in dieser Stellung durch typische Grabebewegungen.

Einer weiteren Analyse unterwirft Mangold ferner die Erscheinung der rhythmischen Retraktion und Extension der Füßchen, die eine integrierende Teilerscheinung der Geh- oder Grabebewegungen darstellen. „Meine eigenen Untersuchungen (schreibt er) haben mir wenig Grund gegeben, mich der myogenen Hypothese anzuschließen, vielmehr weisen alle Beobachtungen und Versuche auf reflektorische Entstehung und Beeinflussung hin.“

Auch er fand, daß die direkte (mechanische, elektrische oder chemische, d. h. schädliche) Reizung der Füßchen am unverletzten Tiere, außer bei ganz schwachem Reiz, welcher auch eine Hinbewegung des Füßchens zum Reizorte zur Folge haben kann, stets mit Retraktion beantwortet wird. Die Extension der Füßchen erfolgt nach Reizung der Rückenhaut, welche indessen lokal eine Einziehung der Füßchen bewirkt. Entfernung der Rückenhaut wird mit dauerndem Einziehen der Füßchen beantwortet. „Das ganze Verhalten (schließt Mangold) spricht für das Vorhandensein nervöser Bahnen, welche die einzelnen Stellen der Rückenhaut mit dem lokal zugeordneten Füßchen verbinden und deren Reizung wie Verletzung, vermutlich auf dem Wege über den Radialnerven, die Bewegungen der Füßchen hemmt und ihre Retraktion zur Folge hat.“

Durch eine zweite Untersuchungsreihe suchte Mangold (11) die an *Palmipes membranaceus* zur Beobachtung kommenden eigentümlichen Erscheinungen von Muskeltonus zu analysieren.

Palmipes membranaceus zeigt einen Formwechsel zwischen Fünfeck- und Sternform. Die Sternform entspricht dem dauernden Kontraktionszustande der Körpermuskulatur im Ruhezustande des Tieres

und wird sonst nur beim Graben im Sande angenommen. Der Uebergang von der Sternform in die Fünfeckform, die Ausbreitung des Tieres, entspricht der Erschlaffung seiner Körpermuskulatur und tritt stets auf elektrische (faradische), chemische (NaCl) oder mechanische (d. h. schädliche) Reizung hin ein, auch ist die zum Fünfeck ausgebreitete Gestalt diejenige, in welcher die Fortbewegung mittels der Füßchen erfolgt.

Auch beliebig kleine, mit oder ohne Zusammenhang mit Teilen des zentralen Nervenringes oder der Radialnervenstränge herausgeschnittene Stücke des dünnen Körpers zeigen auf künstliche Reizung stets Erschlaffung, ziehen sich dagegen erst bei längerer Ruhe wieder zusammen.

Am normalen *Palmipes* hat ein lokaler Reiz bei genügender Stärke Erschlaffung des ganzen Tieres zur Folge.

Das Eigenartige ist also nur, daß „die Kontraktion hier der Ruhe, die Erschlaffung dem Reizzustande entspricht", was eben mit den gewöhnlichen Erscheinungen am Nervenmuskelsystem anderer Tiere in Widerspruch steht. In den weiteren Ausführungen sucht zwar Mangold dieses exzeptionelle Verhalten von *Palmipes* (das aber auch an *Asterina gibbosa* zum Teil festgestellt wurde) zu erklären. Doch kann die obige Schlußfolgerung, die den wesentlichen Ausgangspunkt der ganzen Abhandlung bildet, nicht als genügend begründet erscheinen. Denn Mangold deutet ohne weiteres die Fünfeckform, d. h. die Ausbreitung dieses Tieres, als Erschlaffung und die Sternform als Zusammenziehung der Körpermuskulatur. „Es ist leicht zu sehen (schreibt er), daß es sich in einem Falle um Ausbreitung, Erschlaffung, in anderen um Kontraktion der Körpermuskulatur handeln muß". So lange man aber nicht über die Anordnung und den Verlauf der bezüglichen Muskelfasern näher orientiert ist (und dies ist hier, wie Mangold selbst p. 4 seiner Abhandlung angibt, eben nicht der Fall), darf man offenbar aus diesen Beobachtungen keine Rückschlüsse auf den jeweiligen Zustand der Muskeln ziehen. Denn nur unter der Voraussetzung, daß die die Ausbreitung bezw. Verdünnung der Arme bewirkenden Muskelfasern einen horizontalen Verlauf mit ihrem festen Ansatz an der Längsachse der Arme aufweisen, kann die Schlußfolgerung Mangolds zu Recht bestehen. Es kann aber auch die entgegengesetzte Möglichkeit verwirklicht sein, daß es sich nämlich um Muskelfasern handelt, die einen vertikalen Verlauf haben und die beiden unteren und oberen Flächen der Arme verbinden. In diesem Falle wäre die Ausbreitung des ganzen Tieres lediglich die Folge der Kontraktion dieser Muskelfasern — während die Verdünnung (Sternform) dem Erschlaffungszustande desselben entspräche. Es könnten auch, was wahrscheinlicher ist, beide Muskelsysteme zugleich bestehen.

Was die Fähigkeit von Körperteilen anlangt, auf künstliche Reize mit Ausbreitung zu reagieren, so fand Mangold, daß sie weder vom zentralen Nervenring noch vom Radialnerven abhängig ist. Nur ein zur Armwirbelsäule parallel verlaufender Einschnitt durch den dünnen Körper verhindert bei Reizung des Armes die Reaktion (Ausbreitung) des ganzen Teiles, welcher sich seitwärts, d. h. distal von dem Schnitte befindet. Die Stelle läßt sich durch die Anordnung der Skelettplättchen in queren Reihen genau abgrenzen; es zeigt sich, daß genau das distale Gebiet aller vom Schnitte getroffenen Plättchenreihen be-

wegungslos geblieben ist, während beiderseits bereits die nächst benachbarten Querreihen an der allgemeinen Ausbreitung teilgenommen haben.

Umgekehrt ruft die direkte Reizung des lateral vom Schnitte liegenden Armabschnittes bloß in ihm die Reaktion (d. h. Ausbreitung in der Richtung der Querreihen der Plättchen) hervor, während der übrige Arm in Ruhe bleibt.

Daraus wird gefolgert, daß beim *Palmipes* die den Querreihen der Rückenplättchen entsprechenden Gebiete der Arme in ihrer Erregungsleitung gegen ihre Nachbarn physiologisch völlig isoliert sind und daß ihre einzige nervöse Verbindung durch den Radialnerven geht.

Solche Körperabschnitte, die in jeder Armhälfte je einer zur Armlängsachse quer verlaufenden Reihe der dorsalen Skelettplättchen entsprechen, werden von MANGOLD als funktionelle Einheiten oder Elementarabschnitte aufgefaßt und bezeichnet.

Ein die einzelnen Arme oder Elementarabschnitte erregungsleitend verbindendes Hautnervensystem ist nach MANGOLD physiologisch nicht nachweisbar.

Auf Grund seiner neueren Untersuchungen kam FR. W. FRÖHLICH (5) zu dem Schluß, daß beim *Palmipes* dieselben Hemmungserscheinungen, wie beim Oeffnungsmuskel der Krebsschere vorliegen, daß nämlich Hemmung (Erschlaffung) nur bei Einwirkung stärkerer Reize auftritt, während schwache Reize Erregung (Kontraktion) bewirken. Somit wird der vom *Palmipes* normalerweise, d. h. im Ruhezustande gezeigte Kontraktionszustand als ein Tonus (Erregung) gedeutet, der durch die schwachen Reize der Außenwelt aufrecht erhalten wird.

Von den anderweitigen Versuchsergebnissen MANGOLDS fallen noch die folgenden direkt in unser Gebiet:

Dorsalreflex. Dieser besteht wesentlich in einer Dorsalkrümmung der Arme, die zuweilen am grabenden Tiere spontan erfolgt. Doch läßt sie sich mit ziemlicher Sicherheit in viel ausgiebigerem Maße durch schädliche Reizungen (faradische Ströme oder leise Nadelstiche) der Rückenfläche hervorrufen. Befindet sich der *Palmipes* im Ruhezustande, so tritt auf derartige Reizung hin zunächst ein völliges Ausbreiten des Körpers ein, dann erst biegen sich die Arme, besonders bei weiterer Wiederholung der Reizung, hoch und krümmen sich dorsal, so das die weiße Ventralfläche mit den Füßchenreihen nach oben sieht. Werden die Reizungen in der Rückenmitte ausgeführt, so schlagen meist alle Arme nach kurzer Latenz gleichzeitig hoch, bei Reizung nur eines Armes erfolgt die Reaktion in der Regel nicht in dem gereizten Arme zuerst, sondern in einem der gegenüberliegenden, und manchmal in diesem allein. Es handelt sich nach MANGOLD offenbar um den gleichen Dorsalreflex, wie ihn andere Seesterne, besonders aber die Schlangensterne, bei Rückenhautreizung prompt aufweisen. Wahrscheinlich (fügen wir hinzu) gehört der Reflex in die Reihe der Abwehrreflexe.

Durch Durchschneidungsversuche stellte MANGOLD fest, daß der Dorsalreflex allein vom Radialnerven abhängig ist.

Seine dritte Untersuchungsreihe (12) widmet MANGOLD den Armbewegungen der Schlangensterne (*Ophioglypha lacertosa* und *Ophioderma longicauda*), die beim Gehen oder Fliehen, wenn sie gereizt werden, zur Beobachtung kommen, sowohl unter normalen Verhält-

nissen wie nach verschiedenartigen Durchschneidungen des Nervenringes. Hierdurch werden die diesbezüglichen früheren Versuchsergebnisse und Schlußfolgerungen v. Uexkülls mehrfach richtig gestellt. Besonders der Nachprüfung des von letzterem Forscher aufgestellten Fundamentalgesetzes des Erregungsverlaufes (vgl. oben p. 176) widmet Mangold zahlreiche Versuche mit dem Ergebnis, daß dieses Gesetz nicht zurecht besteht.

2. Spezifisch wirkende Reize. Nutzreflexe.

Die Beobachtungen, die in diesen Abschnitt gehören, sind im Vergleich zu denjenigen an den vorhergehenden Tierstämmen verhältnismäßig spärlich. Daß aber auch die Echinodermen ähnliche adäquate Reflexe besitzen, liegt außer allem Zweifel. Dies beweisen z. B. die oben erwähnten Beobachtungen Preyers über die Einwirkung bestimmter chemischer Reize (Nahrungsstoffe). Im folgenden seien nun noch die Angaben erwähnt, welche sich auf die Einwirkung von Licht- und Schwerkraftreizen beziehen.

a) Lichtreize.

Nach den vorliegenden Untersuchungen scheinen die Echinodermen dieselbe unbestimmte diffuse Reizbarkeit durch Lichteinwirkungen in der ganzen Oberfläche ihres Körpers zu besitzen, wie etwa die Cölenteraten. Sie haben also kein spezifisches differenziertes Sinnesorgan für die Aufnahme von Lichtreizen. Die von den Zoologen sogenannten Ocellen, Augenflecke usw. erweisen sich experimentell für die Reizbarkeit durch Licht als belanglos.

Schon Romanes und Ewart, und dann Preyer hatten Beobachtungen über die Fähigkeit der Echinodermen, auf Lichtreize zu reagieren, angestellt. v. Uexküll (20—22) war es jedoch, der zuerst an *Centrostephanus longispinus* (Seeigel) und dann an einigen afrikanischen Seeigeln die Wirkung von Licht und Schatten näher untersuchte. Er fand, daß *Centrostephanus* auf kurzdauernde Beschattung durch Wendung der Stacheln nach der beschatteten Seite reagiert. Diese Reaktion wird von v. Uexküll derjenigen gleichgestellt, die auf mechanische Reizung einer Stelle der Körperhaut auftritt, und ebenfalls im Hinneigen der Stacheln zum Reizorte besteht. Letztere Reaktion erfolgt jedoch viel rascher als diejenige auf Schattenreize. Im allgemeinen soll übrigens *Centrostephanus* an Promptheit und Schnelligkeit der Reaktionen alle verwandten Seeigel übertreffen.

Nach drei Beschattungen hört der Stachelreflex auf, um nach einer Pause von 2—3 Minuten wieder zu erscheinen.

Zur Feststellung der Nervenelemente, denen die Vermittelung dieses Reflexes obliegt, führte v. Uexküll Durchschneidungsversuche aus, auf Grund deren er zu folgendem Schluß gelangte.

Während der Reflex auf mechanische Reizung wie bei allen Seeigeln vom kleinsten Schalenstück noch voll erhalten bleibt, selbst wenn die innere Seite der Schale mit Sandpapier abgerieben worden ist, ist dagegen der Reflex auf Beschattung abhängig von der Erhaltung der innerlich gelegenen Radialnerven, während er vom Nervenring und von den sogenannten Ocellarplatten unabhängig ist.

Hieraus geht nach v. UEXKÜLL hervor, daß es spezifische Opticusfasern geben muß, die nach innen zu den Radialnerven einbiegen und nicht mit dem allgemeinen Nervenganglienplexus zusammenfallen, der unter der Oberhaut liegt und zur Auslösung des Reflexes auf mechanische Reizung genügt. Ferner müssen wir annehmen, daß die Aufnahmeorgane auf dem ganzen Tier zerstreut liegen und jedenfalls die Endigungen der Radialnerven nicht die Augen κατ᾽ ἐξοχήν sind.

Dies wäre in letzter Linie eigentlich nur ein Beschattungsreflex. v. UEXKÜLL fand aber auch besonders an anderen Seeigeln, daß es noch einen Belichtungsreflex gibt, welcher entgegengesetzte Stachelbewegungen hervorruft. Für letzteren wäre im Gegensatz zu dem ersteren die Anwesenheit der Radialnerven nicht erforderlich.

Durch Lichtreize würde ferner bei diesen Tieren auch die Richtung der Lokomotionsbewegungen bestimmt, indem sie im allgemeinen die stark belichteten Orte vermeiden, und die beschatteten, ja manchmal sogar die dunkelsten Stellen ihrer Bassins bevorzugen.

Die Wirkung des Lichtes würde sich jedoch nach v. UEXKÜLL nicht darauf beschränken, bestimmte Reflexbewegungen auszulösen, sondern außerdem auch Aenderungen in der eigenen Färbung der Tiere nach sich ziehen, und zwar durch Einwirkung auf einen in der Haut gelegenen Farbstoff oder auf Chromatophoren. Eine nähere Besprechung dieser Erscheinungen und Vorgänge würde aus dem Rahmen unserer Darstellung herausfallen.

Später untersuchte MANGOLD (13) die Einwirkung von Lichtreizen, und zwar sowohl auf Seeigel wie auf Schlangensterne und auf Seesterne. An *Arbacia pustulosa* (Seeigel) fand er, daß sie auf Beschattung mit einer aboral gerichteten, auf Belichtung mit einer oral gerichteten Bewegung ihrer Stacheln reagiert. Beide Reaktionen zeigen sich bis zu einem gewissen Grade unabhängig voneinander. In Uebereinstimmung mit v. UEXKÜLLS Beobachtungen sah MANGOLD die Seeigel das direkte Sonnenlicht fliehen und auch dem hellen Tageslicht noch ein stark gedämpftes vorziehen.

Auffallend ist der Unterschied, daß bei *Centrostephanus* der Schattenreflex bereits nach drei Beschattungen verschwindet (vgl. oben), während er sich bei einer frischen *Arbacia* über 20mal auslösen läßt.

Ophioderma longicauda, Ophiopsila annulosa und *aranea, Ophiothrix fragilis* (Schlangensterne) besitzen eine beträchtliche Lichtempfindlichkeit, als deren Sitz wie bei den Echiniden die Haut angesehen werden muß. Bei Belichtung einer Armspitze erfolgt Fluchtbewegung des ganzen Tieres, wobei die Reizleitung durch die Radialnerven erfolgt. Denn wird ein an der Basis neurotomierter Arm allein besonnt, so zieht er sich nach der gewöhnlichen Latenzzeit aus der Sonne in den Schatten zurück, während das übrige Tier ruhig bleibt wie zuvor.

Die Seesterne *Asterina gibbosa* und *Panceri* reagieren lebhaft auf Unterschiede der Belichtungsintensität, indem sie direktes Sonnenlicht wie das Dunkel meiden und ein helles Tageslicht aufsuchen. Nach Entfernung der sogenannten Augen läßt sich keine Abweichung ihrer vom Lichte bestimmten Reaktionen beobachten, so daß also auch bei den Seesternen eine diffuse Lichtempfindlichkeit der Haut angenommen werden muß. (Ein Exemplar eines anderen Seesternes, *Pentagonaster Placenta*, reagierte dagegen stets positiv auf direktes Sonnenlicht; wurde er z. B. zur Hälfte in die Sonne, zur Hälfte in Schatten ge-

bracht, so streckte er die Füßchen nach der Sonnenseite und kroch im rechten Winkel zur Schattengrenze in die Sonne hinein.)

b) Schwerkraftreize.

Auch eine andere unter normalen Verhältnissen bei allen Tieren wirksame Reizart, nämlich die durch die Schwerkraft, zeigt sich bei den Echinodermen wirksam. Wie wir oben gesehen haben, hat schon Preyer bei Seesternen und Schlangensternen von „einer Tendenz nach oben" gesprochen, doch hat erst Loeb (8) gezeigt, daß es sich dabei nicht um vom Boden ausgehende Reize, sondern um eine Wirkung der Schwerkraft handelt. Loeb sah, daß *Cucumaria cucumis* und *Asterina gibbosa* am Boden des Aquariums so lange umherkriechen, bis sie an eine vertikale Wand gelangen, um dann an dieser bis dicht unter den Wasserspiegel empor zu klettern. Nach seiner Bezeichnungsweise sind sie also negativ geotropisch.

Ein ähnliches Verhalten fand Baglioni (1) dann an *Echinus microtuberculatus*. Er suchte die biologische Bedeutung dieses Reflexes in dem Umstande, daß die Tiere dadurch zu den Orten größter Sauerstoffkonzentration (vgl. unten), d. i. unter normalen Umständen dem Wasserspiegel gelangen.

Später unterzog Mangold (13) an *Asterina gibbosa* und *Panceri* diese Reaktion einer eingehenderen Analyse. Er fand, daß diese Echinodermen stets auch im luftfreien Wasser sowohl im Dunkeln wie im Hellen, also unabhängig von Sauerstoff und Licht, auch wenn die Armspitzen abgetragen werden, nach oben bis zur Wassergrenze kriechen.

Ferner fand er, daß es sich um koordinierte Bewegungen der Füßchen handelt, die nach Zerstörung des Radialnerven nicht mehr zustande kommen. Der zentrale Nervenring hat mit der ganzen Reaktion nichts weiter zu tun, als daß er beim intakten Tiere die Radialnerven funktionell miteinander verbindet. Wahrscheinlich ist auch die Nervenecke, die Abzweigungsstelle des Radialnerven aus dem Nervenring, für diese Reaktion entbehrlich, da sie auch an abgetrennten Armen auftritt.

Der Reflex geht bei Aufenthalt in verbrauchtem (schlechtem) Seewasser meist zusammen mit anderen Zentrentätigkeiten (Umdrehreflex, Nahrungsaufnahme) verloren, läßt sich aber durch Aufenthalt in frischem Seewasser wieder herstellen.

Theoretisch wichtig sind ferner die Folgen des Zusammenwirkens anderer Reflexe. Denn auch dieser Reflex wird durch biologisch bedeutungsvollere Reize unterdrückt (gehemmt). Andererseits ist er imstande, einen anderen Reflex (den Umdrehreflex) wenigstens zum Teil zu hemmen.

So sah Mangold, daß *Asterina* in einem geschlossenen mit luftfreiem Wasser gefüllten Glaszylinder aufwärts bis an die Unterseite des Gefäßdeckels kriecht, wo sie mit dem Rücken nach unten stundenlang sitzen bleibt. Anscheinend ist also hier der Umdrehreflex gehemmt, doch nicht bloß (wie Mangold meint) weil hier der Berührungsreiz der Rückenhaut fehlt, sondern wahrscheinlich auch weil hier die Füßchen an einem festen Gegenstand (dem Deckel) haften können, wie es an Wirbeltieren (Tanzmäusen) sicher der Fall ist (2).

Auch das Zentralnervensystem der Echinodermen (die Versuche wurden an *Echinus microtuberculatus* und an *Ophioderma longicauda* ausgeführt) zeigt schließlich ein hohes Sauerstoffbedürfnis, indem diese

Tiere, in luftfreies Seewasser gebracht, sehr rasch Erstickungserscheinungen in den Funktionen des Nervensystems aufweisen, ähnlich wie die Medusen (1). Da die Nervenelemente zerstreut im ganzen Körper, besonders aber in direkter Beziehung zu den sogenannten Wasserkanälen liegen, existiert anscheinend kein besonderer Sauerstoffüberträger im Blut. Aus diesem Umstande erklärt sich die Eigentümlichkeit dieser Tiere, daß sie durch Aenderungen ihres Mediums sehr prompt beeinflußt werden, daß sie nämlich verhältnismäßig rasch unter dem Sauerstoffmangel des Mediums leiden, daß sie ferner rasch durch die Einwirkung einiger Gifte des Nervensystems (Narkotika, Resorcin) affiziert werden, und daß sie andererseits imstande sind, in verschiedene Teile getrennt, in gewöhnlichem Seewasser weiter zu leben und eventuell sich zu regenerieren.

Literatur.

Echinodermen.

1. **Baglioni, S.**, *Ueber das Sauerstoffbedürfnis des Zentralnervensystems bei Seetieren. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 5 (1905), p. 415—434.*
2. — *Zur Analyse der Reflexfunktion, Wiesbaden 1907, p. 21 f.*
3. **Bethe, A.**, *Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, Leipzig 1903.*
4. **Fredericq, L.**, *Contributions à l'étude des échinides. Arch. de Zool. expér. et gén., T. 5 (1876), p. 429—440.*
5. **Fröhlich, Fr. W.**, *Ueber den an dem Seesterne Palmipes membranaceus auftretenden Tonus und seine Hemmung. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 11 (1910), p. 115—120.*
6. **Glaser, O. C.**, *Movement and problem solving in Ophiura brevispina. The Journ. of exper. Zool., Vol. 4 (1907), p. 203—220.*
7. **Krukenberg, F.**, *Beiträge zu einer Nervenphysiologie der Echinodermen. Vergl.-physiol. Studien, 2. Reihe, 1. Abt., Heidelberg 1881 (zitiert nach W. Preyer).*
8. **Loeb, J.**, *Ueber Geotropismus bei Tieren, Pflügers Archiv, Bd. 49 (1891).*
9. **Ludwig** und **Hamann**, *Die Seesterne. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 1899, p. 547.*
10. **Mangold, E.**, *Studien zur Physiologie des Nervensystems der Echinodermen. I. Die Füßchen der Seesterne und die Koordination ihrer Bewegungen. Pflügers Arch., Bd. 122 (1908), p. 315—360.*
11. — *Idem. II. Ueber das Nervensystem der Seesterne und über den Tonus. Ebenda, Bd. 123 (1908), p. 1—39.*
12. — *Idem. III. Ueber die Armbewegungen der Schlangensterne und v. Uexkülls Fundamentalgesetz für den Erregungsverlauf. Ebenda, Bd. 126 (1909); auch Ctbl. f. Physiol., Bd. 23 (1909), p. 141—142.*
13. — *Sinnesphysiologische Studien an Echinodermen. Ihre Reaktion auf Licht und Schatten und die negative Geotaxis bei Asterina. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 9 (1909), p. 112—146.*
14. **Meyer, R.**, *Untersuchungen über den feineren Bau des Nervensystems der Asteriden (Asteria rubens). Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 81 (1906), p. 96—144.*
15. **Preyer, W.**, *Ueber die Bewegungen der Seesterne. Eine vergleichend-physiologisch-psychologische Untersuchung. Mitteil. a. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 7 (1886—1887), p. 27—127, 191—233.*
16. **Romanes, G. J.**, *Jelly-Fish, Star-Fish and Sea-Urchins, London 1885; auch derselbe und Ewart, Observations on the locomotor system of Echinodermata. Philos. Transact. Roy. Soc. London, Vol. 172 (1881).*
17. **Steiner**, *Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns, Braunschweig 1885, p. 25 (zitiert nach W. Preyer).*
18. **Tiedemann, Fr.**, *Beobachtungen über das Nervensystem und die sensiblen Erscheinungen der Seesterne. Deutsches Arch. f. d. Physiol., herausg. von J. F. Meckel, Bd. 1 (1815), p. 161—175 (zitiert nach W. Preyer).*
19. **v. Uexküll, J.**, *Vergleichende sinnesphysiologische Untersuchungen. Der Schatten als Reiz für Centrostephanus longispinus. Ztschr. f. Biol., Bd. 34 (1897), p. 319.*
20. — *Ueber Reflexe bei den Seeigeln. Ebenda, p. 298—318.*
21. — *Die Physiologie des Seeigelstachels. Ebenda Bd. 39 (1900), p. 73—112.*
22. — *Die Wirkung von Licht und Schatten auf die Seeigel. Ebenda, Bd. 40 (1900), p. 447—493.*

23. **v. Uexküll, J.**, *Studien über den Tonus. II. Die Bewegungen der Schlangensterne. Ebenda, Bd. 46 (1905), p. 1—37.*
24. — *Idem. IV. Die Herzigel. Ebenda, Bd. 49 (1907), p. 307—332.*
25. — *Ein Wort über die Schlangensterne. Ctbl. f. Physiol., Bd. 23 (1909), p. 1—3.*
26. — *Umwelt und Innenwelt der Tiere, Berlin 1909 (wo er die früheren Ergebnisse zusammenfaßte).*
27. **Vulpian**, *Compt. rend. d. séances de la Soc. de Biol., Sér. 3, T. 3, Paris 1862, p. 189—196 (zitiert nach W. Preyer).*

V. Mollusken.

Von den verschiedenen Klassen dieses Tierstammes wurden bisher namentlich die terrestrischen, leicht erhältlichen Schnecken, sowie die großen, experimentell leicht zu handhabenden Exemplare der marinen Gastropoden (Aplysien), ganz besonders aber die am meisten differenzierte Klasse der Cephalopoden für physiologische Untersuchungen ausgewählt. Den Gastropoden ist das funktionelle Merkmal eigen, mittels des sogenannten Fußes auf dem Boden zu kriechen. Deshalb wurde bei ihnen namentlich die Bedeutung und die Rolle untersucht, die dem Nervensystem bei dieser Art der Lokomotion zukommt. Durch Abtragung bezw. künstliche Reizung der verschiedenen Teile der Nervenzentren suchte man deren Funktion festzustellen.

Ueber die Funktionen des Nervensystems der Cephalopoden sind wir dank den zahlreicheren sorgfältigen, in diesem Gebiete vorliegenden Untersuchungen meist besser orientiert.

In der folgenden Darstellung sind, der Uebersichtlichkeit halber, zuerst in einem Abschnitt die Angaben über das Nervensystem der animalen Funktionen, und in einem zweiten Abschnitt diejenigen über das innere (Eingeweide-)Nervensystem zusammengefaßt.

Morphologische Vorbemerkungen.

An den Mollusken tritt im Gegensatz zu den übrigen bisher besprochenen Tierstämmen ein Hauptmerkmal auf, welches auf Anordnung und Bau des Nervensystems maßgebend einwirkt. Dies ist, daß es hier keine deutliche segmentale Anordnung der verschiedenen Körperabschnitte[1]) gibt. Dementsprechend besteht eine weitgehendere Zentralisation und Differenzierung der Ganglien.

Die Sinnesorgane (besonders das Auge) entwickeln sich immer mehr und können (bei den Cephalopoden) einen Grad der Differenzierung erreichen, der nur mit demjenigen der höheren Wirbeltiere vergleichbar ist. Infolgedessen vermehren sich die entsprechenden Ganglienmassen und komplizieren sich die nervösen Leistungen.

Das Zentralnervensystem aller Mollusken besteht aus drei Paar Ganglien, welche untereinander durch Kommissuren (bezw. Konnektiven) in Verbindung stehen und als Hirn- (Cerebral-), Fuß- (Pedal-) und Eingeweide- (Visceral-)Ganglien bezeichnet werden. Das erste Ganglienpaar liegt dorsal vom Schlundkopf, die übrigen liegen ventral von demselben, und zwar vorn die Pedalganglien, weiter rückwärts die Visceralganglien, mehr oder weniger weit von den Cerebralganglien entfernt, je nach-

1) In den einzelnen Abschnitten (Anhängen) des Körpers kann allerdings auch hier eine sekundäre metamere Ordnung zustandekommen, wie z. B. in der Fußsohle der Schnecken oder in den Armen der Cephalopoden.

dem die mit den letzteren sie verbindenden Kommissuren lang ausgezogen oder stark verkürzt sind (vgl. Fig. 20).

Peripheres Nervensystem. Es gibt besondere Nervenbündel, die, aus marklosen Fasern bestehend, die Zentren mit den peripheren Erfolgs- und Sinnes-

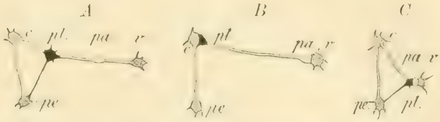


Fig. 20. Verschiedene Formen des Nervensystems bei Mollusken. *A* Mehrzahl der Cephalophoren, *B* Lamellibranchier, *C* Cephalopoden und Pulmonaten; *c* Hirnganglion, *pl* Pleural-, *pa* Parietal-, *v* Visceral-, *pe* Pedalganglion (nach R. HERTWIG).

organen verbinden. Nur in einigen Fällen (wie z. B. bei den eigentlich interzentral verlaufenden Stellarnerven der Cephalopoden) gelingt es jedoch, diese für physiologische Untersuchungen genügend zu isolieren.

Außerdem besteht in der gesamten Körpermuskulatur der Mollusken ein peripheres Nervennetz, über dessen Funktion vielfach gestritten wird.

Erster Abschnitt. Nervensystem der animalen Funktionen.

A. Lamellibranchier.

Die recht spärlichen an Süßwasserbewohnern angestellten Untersuchungen wurden hauptsächlich von FICK und von BIEDERMANN zur Lösung von Fragen der allgemeinen Nervenphysiologie ausgeführt. In neuerer Zeit hat DREW einige Ergebnisse mitgeteilt, die unter Anwendung der üblichen Reizungs- und Abtragungsmethoden an einer *Ensis*-Art erzielt wurden.

A. FICK (21) hat zuerst an einem Nervmuskelpräparate von *Anodonta*, das aus dem doppelten Verbindungsstrange zwischen dem Kiemenganglion und den beiden Labialganglien, dem hinteren Schließmuskel und den betreffenden Schalenstücken bestand, nach der myographischen Methode die Fortpflanzungsgeschwindigkeit gemessen und gefunden, daß sie in der Regel kaum größer sein dürfte als 1 cm pro Sekunde. Er fand ferner, daß sich ein starker Reiz in der Nervenfaser rascher fortpflanzt als ein schwacher.

W. BIEDERMANN (9) untersuchte dann an den Verbindungnerven von *Anodonta cygnea* ihr elektromotorisches Verhalten und fand regelmäßig sehr bedeutende Wirkungen im Sinne eines gesetzmäßigen Nervenstromes. Bei einem Abstand der Boussole-Elektroden von 5—7 mm schwankte die Größe zwischen 60 und 200 Skalenteilen, Werte, welche man gewiß als sehr groß bezeichnen muß, wenn man berücksichtigt, daß beide zusammengelegten Verbindungsnerven nicht die Dicke eines Frosch-Ischiadicus erreichen, der unter gleichen Umständen höchstens einen Ausschlag von 70 Skalenteilen gibt. Rückt man bei unverändertem Abstand die Boussole-Elektroden allmählich von der Demarkationsfläche ab, so findet man rasch abnehmende Spannungsdifferenzen in der Kontinuität der Nerven (schwache Längsschnittströme) (vgl. auch das Kapitel der Elektrizitätsproduktion).

Ensis directus, Con., an dem G. A. Drew (19) experimentierte, vermag unter normalen Umständen verschiedenartige koordinierte Bewegungen auszuführen. So kann er sich mittels seines angeschwellten Fußes rasch in den Sand einbohren, oder auch springen. Sein Schwimmen erfolgt nach rückwärts, indem er aus dem vorderen Ende seiner Schale Wasser auspreßt, ein Schwimm-Mechanismus, der auf dem Prinzip des Rückstoßes beruht und bei diesem Tierstamm vielfach vorkommt (vgl. unten die Cephalopoden).

Die Methoden, deren sich Drew bei seinen Versuchen bediente, waren: a) direkte elektrische Reizung der Ganglien und der Nervenfasern; b) nach Isolierung (durch Durchschneidung der Konnektive) der einzelnen Ganglien wurden ferner die Reflexe ermittelt, die in der zugehörigen Körpergegend durch schwache mechanische Reize (Streichen mit der Spitze eines Suchers oder eines Bleistiftes) noch zu erzielen waren.

Gefunden wurde folgendes: Dieses Tier eignet sich besonders gut für physiologische Untersuchungen über das Nervensystem wegen seiner Größe und Lebhaftigkeit, ebenso wie wegen der Leichtigkeit, mit der das Nervensystem präpariert und operiert werden kann.

Dauernde Reizung irgendeines Teiles des Körpers wirkt mit der Zeit auf alle Ganglien.

Einige besonders reizempfindlichen Organe, wie Siphonen, Fußhals und Fuß, können jedoch so schwach gereizt werden, daß sie dadurch zur Retraktion veranlaßt werden, ohne daß von anderen Ganglien innervierte Organe zugleich in Mitleidenschaft gezogen werden.

Die Verbindung zwischen beiden Ganglien eines Paares ist recht innig. Werden die mit dem einen derselben direkt verbundenen Nerven gereizt, so reagieren sofort alle Körpergegenden, welche von beiden Ganglien innerviert werden.

Assoziationsnervenfasern, durch welche die Ganglien miteinander kommunizieren, konnten nur in den Kommissuren und den Konnektiven (als Kommissuren werden die interzentral verlaufenden Nervenstämme bezeichnet, welche die Ganglien einer Seite mit den gleichnamigen der anderen Seite verbinden; Konnektive sind die Nervenstämme, welche die Ganglien verschiedenen Namens derselben Seite verbinden) nachgewiesen werden. Obwohl die vorderen Mantelnerven derart vereinigt sind, daß dadurch anscheinend eine Verbindung zwischen den Cerebralganglien entsteht, und obwohl die zirkumpallialen Nerven die Cerebral- mit den Visceralganglien der entsprechenden Seite verbinden, gibt es keinen Anhaltspunkt dafür, daß genannte Ganglien durch diese Bahnen miteinander wirklich zu kommunizieren vermögen.

Sowohl Cerebral- wie Visceralganglien besitzen sensible und motorische Zellen. Die Pedalganglien scheinen in ihrer Tätigkeit von den Cerebralganglien abhängig zu sein. Wurden die Pedalganglien von den übrigen isoliert, so löst Reizung der Fußoberfläche allein örtliche Reaktionen aus, welche auf direkter Reizung der Muskelfasern beruhen. Es scheint also, daß die sensiblen Neurone in den Pedalganglien weder Endigungen noch Kollateralen besitzen, sondern sich ununterbrochen bis zu den Cerebralganglien fortsetzen.

Erregungsimpulse können in den Kommissuren und den Konnektiven nach beiden Richtungen hinlaufen.

Werden die gewöhnlichen direkten Verbindungen zerstört, so können die durch künstliche Reizung hervorgerufenen Erregungen auch

durch Nebenverbindungen fortgeleitet werden. Dann muß aber die Reizung erheblich länger dauern; außerdem treten die Reaktionserscheinungen oft mit merklicher Verzögerung auf.

B. Gastropoden.

a) Untersuchungen an marinen Arten.

An *Pterotrachea mutica* (Heteropoden) trug STEINER (59) das Dorsalganglion ab, und sah, daß dann kein Ausfall in der Bewegungssphäre (diese Tiere schwimmen mittels ihres zu einer Flosse umgewandelten Fußes und zeigen peristaltische Bewegungen im ganzen Körper) auftritt. Mit dem Dorsalganglion verlieren sie lediglich Sinnesempfindungen. Einstechen mit einer glühenden Nadel in das Pedalganglion beider Seiten hat hingegen dauernden Stillstand der Flosse sowie der Bewegungen des Leibes zur Folge.

Einseitige Zerstörung des Dorsalganglions zieht ebenfalls keine Ausfallserscheinungen in der Beweglichkeit nach sich.

Einseitige Zerstörung des Pedalganglions an *Cymbulia* (Pteropoden) bewirkt dagegen Lähmung der entsprechenden Seite der Flosse, so daß die Tiere im Kreise herum, und zwar in der Richtung nach der verwundeten Seite schwimmen.

Untersuchungen an Aplysien (Opisthobranchier).

Die im Mittelmeer zahlreich vorkommenden großen Exemplare von *Aplysia limacina* und *A. depilans* eignen sich sehr gut zu Untersuchungen am Nervensystem. Beide Arten leben am Boden des Meeres, auf dem sie durch peristaltische Bewegungen ihres Fußes kriechen. Außerdem vermag aber *Aplysia limacina* Schwimmbewegungen im Wasser auszuführen. Hierzu bedient sie sich der beiden Parapodien, Anhangsorgane des Mantels, welche wegen ihrer schlagenden Bewegungen auch als Flügel bezeichnet worden sind. *Aplysia depilans* vermag nicht zu schwimmen, da sie nur kurze Parapodien besitzt.

Die Mehrzahl der bisherigen Untersuchungen am Nervensystem der Aplysien wurde an *A. limacina* ausgeführt.

Eine schematische Uebersicht über die Lage und Anordnung des Nervensystems dieser *Aplysia* bietet beifolgende Abbildung (Fig. 21) FR. W. FRÖHLICHS.

Auch W. STRAUB (60) gibt einige Angaben mit Abbildungen über Lage und Anordnung des Nervensystems von *Aplysia*.

Wir verfügen leider nicht über genaue und sorgfältige Untersuchungen, die das normale Reflexleben und die Leistungen der Sinnesorgane und des Nervensystems unter den gewöhnlichen Umständen analysieren und beschreiben. Alle folgenden Versuche befassen sich mit der Abtragung und der Reizung der verschiedenen, meist isolierten Partien des Nervensystems. Man hat auch hier, wie so oft sonst, den methodischen Fehler begangen, analytische Versuche anzustellen, ohne zuerst eine genauere Einsicht in das zu Analysierende zu gewinnen. Hauptsächlich ließ man sich dabei von dem Gedanken leiten, allgemeine Fragen des Nervensystems (wie die nach der Rolle der Zentren, nach der Fortpflanzungsgeschwindigkeit usw.) an diesen, vielfach für besonders geeignete Versuchsobjekte angesehenen Tieren zu studieren.

Die ersten Untersuchungen H. JORDANS (44) über die Rolle des Zentralnervensystems bei der Lokomotion (Kriechbewegungen des

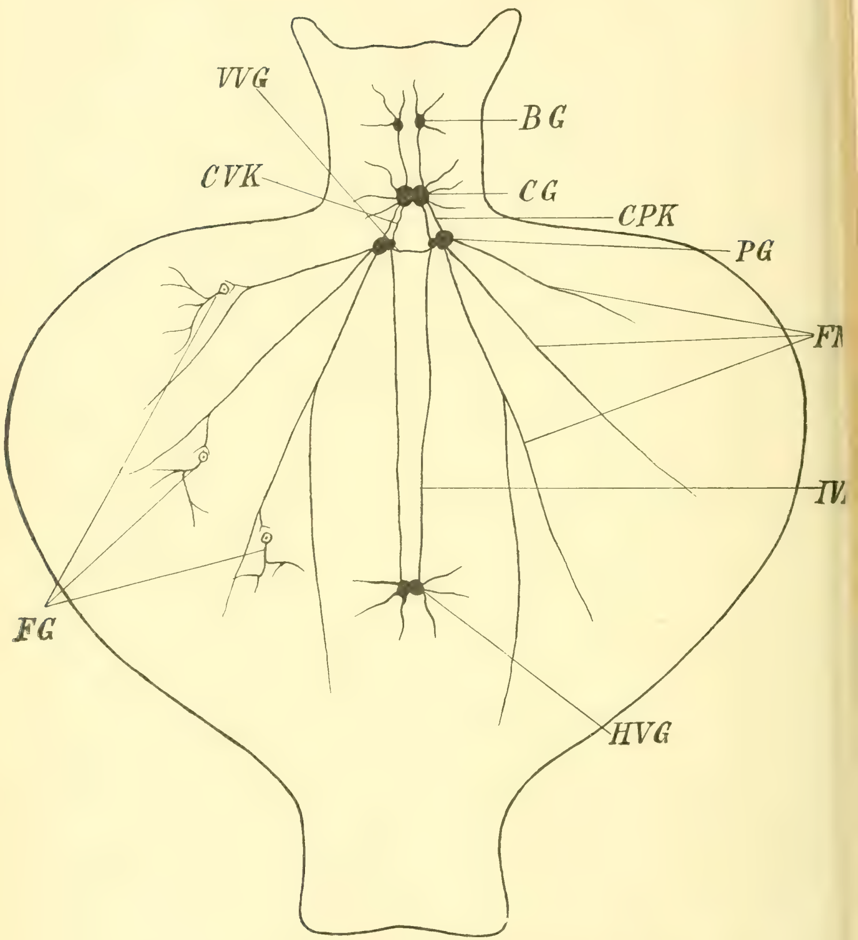


Fig. 21. Schematische Uebersicht über das Nervensystem von *Aplysia limacina* (nach **Fr. W. Fröhlich**).

BG = Buccalganglion, *CG* = Cerebralganglion, *CPK* = Cerebropedalkonnektiv, *CVK* = Cerebrovisceralkonnektiv, *PG* = Pedalganglion, *VVG* = Vorderes Visceralganglion, *FN* = Flügelnerven, *FG* = Flügelganglien, *IVN* = Intervisceralnerv, *HVG* = Hinteres Visceralganglion.

Fußes durch von vorn nach hinten gerichtete peristaltische Wellen oder Schwimmbewegungen der Flügel oder Parapodien) von *Aplysia limacina*, beziehen sich im wesentlichen auf die Feststellung der Folgeerscheinungen, die in den Körpermuskeln nach operativer Ausschaltung des normalen Einflusses des Cerebralganglions resp. Pedalganglions auftreten.

Da es JORDAN nicht gelang, an unversehrten Tieren kompliziertere Reflexe (Fluchtreflexe, Nahrungsreflex, die jedoch sicher nicht fehlen werden) zu erzielen, so beschränken sich die von ihm festgestellten Ausfallserscheinungen auf den Zustand der Muskeln und den Ablauf der Lokomotion. Er fand nun zunächst in bezug auf den Zustand der Muskeln das Folgende:

1) Abtragung des Cerebralganglions, oder einseitige bezw. beiderseitige Durchschneidung der Cerebropedalkommissur hat eine Tonuserhöhung der entsprechenden Muskelpartien zur Folge. Wird z. B. einerseits die Cerebropedalkommissur durchschnitten, so zeigt sich der zugehörige Flügel schon von selbst stets etwas kürzer und runzeliger als der normal innervierte. Am Fuße treten die Gegensätze nicht scharf genug hervor.

Dieser Unterschied tritt noch deutlicher zutage, wenn beide Flügel künstlich gereizt werden. Hierbei sieht man, daß der Kontraktionszustand (d. h. der Tonus) in der vom Cerebralganglion isolierten Muskulatur auf momentane Reize hin unverhältnismäßig hoch steigt.

Muskelteile, die noch mit dem Cerebralganglion in Verbindung stehen, sind bedeutend weniger leicht künstlich erregbar als solche, die vom genannten Ganglion isoliert sind.

Streicht man bei einem so einerseits operierten Tiere mit dem Finger gleichmäßig über den ganzen Fuß, so krümmt sich das ganze Tier so, daß die lädierte Seite konkav ist.

Abtragung des Cerebralganglions hat ferner zur Folge, daß Fühler und Tentakel ständig eingezogen getragen werden.

2) Abtragung des Pedalganglions bewirkt eine noch heftigere, bis zum Tode dauernde Kontraktion sämtlicher Muskelpartien. Doch ist diese unmittelbar durch die Abtragung oder durch anderweitig (Cocainvergiftung) herbeigeführte Abtötung des Pedalganglions erzeugte Muskelkontraktion nicht die maximale, deren die Tiermuskeln fähig sind, da sie immer noch durch nachträgliche künstliche Hautreize zu einer stärksten Kontraktion veranlaßt werden können.

Was die übrigen Ausfallserscheinungen anbetrifft, so fand JORDAN etwa folgendes:

Abtragung des Cerebralganglions scheint den Lage- (Umdreh-) Reflex nicht aufzuheben. Dagegen geht derselbe durch die Abtragung des Pedalganglions völlig verloren.

Ohne Cerebralganglion können die Tiere nicht mehr fressen.

Eine weitere Folge der völligen Abtragung des Cerebralganglions trat erst zutage, wenn der oben erwähnte, meist gleich nach der Operation einsetzende Muskeltonus nicht stark ausgebildet war, was mitunter an einigen Tieren von selbst der Fall war, oder sich sonst durch eine geeignete Cocaininjektion künstlich herbeiführen ließ. Diese Folgeerscheinung bestand in einer ständigen, nicht spontan zu inhibierenden, regelmäßig wellenförmigen Bewegung der Lokomotionswerkzeuge (Flügel und Fuß).

Nachträgliche Abtragung der Pedalganglien bewirkte völliges Verschwinden dieser automatischen Peristaltik, die Jordan allgemeine Grund- oder Normalbewegung nennt.

Aus diesen Versuchsergebnissen wird gefolgert: Das Cerebralganglion hat auf die von den Pedalganglien ausgehende allgemeine Grundbewegung einen meist hemmenden, gelegentlich aber auch steigernden Einfluß. Nur das Cerebralganglion vermag dieselbe zu inhibieren und überhaupt das zu erwirken, was wir spontane Bewegung nennen. Daß die Pedalganglien wirklich die Zentren jener automatischen Grundbewegung sind, geht daraus hervor, daß nach Exstirpation derselben jede Möglichkeit einer Bewegung aufhört.

Nun hat Jordan auch Reizversuche angestellt, wobei er fand, daß schwache faradische Reizung der vom Cerebralganglion abgetrennten Cerebropedalkommissur, oder des Pedalganglions selbst, die beschriebenen peristaltischen Wellen, zunächst des Fußes, auslöst. Erst wenn man etwas stärkere Ströme anwendet, treten Flügelschläge auf. Allzustarke Ströme bewirken allgemeine Kontraktion, vielleicht hier und da von einem krampfhaften Flügelschlag unterbrochen.

Reizung der vom Pedalganglion getrennten Nerven bewirkt stets einfache heftige Kontraktion.

Die Ergebnisse dieser Reizversuche stehen also nach ihm mit den obigen Ausfallserscheinungen in völligem Einklang.

Schließlich untersuchte Jordan noch die Rolle der Intrapedalkommissur. Wird eines der beiden Pedalganglien elektrisch gereizt, so schlagen beide Flügel, derjenige der gereizten Seite am stärksten, der andere hört sofort auf, sich zu bewegen, wenn die Intrapedalkommissur durchschnitten wird.

Durchschneidung dieser Kommissur hat ferner zur Folge, daß sich beim Schwimmen beide Flügel nicht koordiniert (synergisch) bewegen.

Auf die theoretischen Erörterungen, die Jordan an obige Ergebnisse anknüpft, werden wir hier nicht eingehen, da sie schon oben (p. 139 ff.) kritisch erörtert wurden.

Die Versuchsergebnisse, die A. Bethe (8) an Aplysien nach Abtragung, bezw. künstlicher Reizung der verschiedenen Partien des Nervensystems erzielt zu haben angibt, sind folgende: Nach Herausnahme des gesamten Zentralnervensystems (Cerebralganglien, Pedalganglien, hintere und vordere Visceralganglien und Buccalganglien) ist das Tier durchaus nicht gelähmt (wie es Jordan für die betreffenden Partien nach Herausnahme der Pedalganglien angibt), vielmehr zeigen sich die auch am normalen, ruhig dasitzenden Tier, für gewöhnlich vorhandenen peristaltischen Bewegungen der gesamten Körperoberfläche sofort wesentlich verstärkt. Am deutlichsten und regelmäßigsten sind diese peristaltischen Bewegungen am Fuß, besonders an den Seitenflächen, wo die Wellenbewegungen wie normal von vorn nach hinten ablaufen, allerdings nicht mit der Regelmäßigkeit wie beim unversehrten Tier, wenn es kriecht. In den Flügeln sieht man meistenteils nur ungeordnete peristaltische Bewegungen, mitunter aber auch Bewegungen, die den Schwimmbewegungen des normalen Tieres sehr ähnlich sind. Beide Flügel dehnen sich aus und ziehen sich unter Spiralbildung wieder zusammen. Dies Spiel tritt in gleichmäßigen Intervallen 5–12mal hintereinander ein, um dann nicht wiederzukehren. Eine Koordination beider Seiten konnte dabei nicht

festgestellt werden, jede schlug für sich, aber innerhalb jedes Flügels war eine gewisse Koordination zu erkennen.

Die Fühler und Mundlappen sind gewöhnlich ausgestreckt. Berührt man sie, so ziehen sie sich je nach Stärke des Reizes mehr oder weniger zurück. Ist der Reiz stark, so greift er auf die Körpermuskeln über. Das gleiche ist auch an anderen Körperstellen zu beobachten; je stärker der Reiz, desto weiter greift der Effekt um sich.

Reizung der durchschnittenen Nerven mittels starker faradischer Ströme bewirkt (wie JORDAN angibt) andauernde und ausgedehnte Kontraktion. Bei allen submaximalen Reizungen wechseln dagegen während der Reizung Kontraktion und Erschlaffung miteinander ab (und der Effekt bleibt auf ein kleineres Gebiet beschränkt). Besonders an den Flügeln ist dies gut zu beobachten, und hier kommt es bisweilen zu richtigen rhythmischen Kontraktionen, an der übrigen Körperoberfläche sieht man in der Hauptsache unregelmäßige Kontraktionen, welche mit Erschlaffungen abwechseln, oder sehr heftige peristaltische Bewegungen. Dasselbe tritt auch bei Reizung mit dem konstanten Strom während der Durchströmung ein.

Das Resultat der Reizungsversuche, auf das BETHE das Hauptgewicht legt, ist jedoch folgendes. Bei Reizung eines peripheren Nerven bleibt der Effekt nicht auf die direkt innervierte Muskulatur beschränkt, sondern er dehnt sich je nach Stärke des Reizes auf weitere Teile und schließlich auf die ganze Muskulatur aus, trotzdem das gesamte zentrale Nervensystem herausgenommen ist. Die Nerven, durch deren elektrische Reizung die genannten Effekte erzielt wurden, waren die einzelnen Flügelnerven. Doch sind nach BETHE auch die Nerven des Fußes hierzu geeignet.

Dieses Versuchsergebnis wird von BETHE zur Stütze seiner bekannten Nervennetztheorie angeführt. Es würde jeder Nerv durch das Nervennetz indirekt mit der gesamten Muskulatur zusammenhängen: die Nerven wären nur lange Bahnen, welche zwischen einzelnen Teilen des Nervennetzes kürzere Verbindungen herstellen.

Die Muskulatur des ganzen Körpers der Mollusken würde durch ein diffuses Nervennetz in Verbindung stehen und könnte in ihrer Totalität von jedem Punkt der Oberfläche erregt werden, auch dann, wenn das Zentralnervensystem fehlt. Das Zentralnervensystem würde nur innigere Verbindungen zwischen einzelnen, weit voneinander entfernten Punkten des Nervennetzes herstellen.

Zur Stütze dieser Annahme führt BETHE noch die unten zu erwähnenden Versuchsergebnisse KÜNKELS an Landnacktschnecken an, sowie die Resultate einiger von ihm selbst an *Arion* ausgeführter Versuche.

Im Gegensatz zu den Angaben BETHES fand jedoch F. B. HOFMANN (41), daß der Erfolg der Reizung eines peripheren Flügelnervenstumpfes auf die innervierte Stelle des Flügels beschränkt bleibt; es können demnach die von BETHE angenommenen, kontinuierlich leitenden Nervennetze nicht bestehen und in keiner Weise die Grundlage der Fortpflanzung der Kontraktionswelle über den Flügel bilden. Die Kontraktionswellen, die auch nach Durchtrennung der nervösen Verbindungen mit dem Pedalganglion über den Flügel ablaufen, sind nach HOFMANN durch die im Muskel selbst gelegenen Ganglien ver-

mittelte Reflexe. Durch die Kontraktion eines Flügelanteiles werden die benachbarten mechanisch zu reflektorischer Tätigkeit veranlaßt.

Auch Fr. W. Fröhlich (35) fand an frischen Versuchstieren eine strenge Lokalisation der Erregungen auf die gereizten Flügelabschnitte. Waren aber die Versuchstiere irgendwie geschädigt, indem sie entweder längere Zeit bei einem Versuch in Verwendung gestanden oder durch die hohe Sommertemperatur etc. gelitten hatten, dann blieb die Kontraktion nicht auf die Reizstelle beschränkt, sondern sie breitete sich über den ganzen Flügel, ja selbst über den ganzen Körper aus; vielfach schlossen sich dann an eine mechanische oder elektrische Reizung mehrere Kontraktionswellen an, welche jedoch (im Gegensatz zu den Angaben Bethes) ein ganz anderes Aussehen zeigten als die normalen Flügelbewegungen, vor allem viel träger waren, mit einer fibrillären Unruhe der Flügelmuskulatur einhergingen und auch Flügelstrecken übersprangen.

Die normalen Flügelbewegungen von *Aplysia* können nach Fröhlich weder auf Grund eines peripheren erregungsleitenden Nervennetzes noch auf Grund peripherer Reflexe zustande kommen. Vielmehr konnte Fröhlich obige Versuchsergebnisse Jordans bestätigen, daß nämlich die Pedalganglien allein imstande sind, die schlagende Bewegung der Flügel zu erhalten. Er fand aber ferner, daß den Erregungen, welche dem Pedalganglion von den übrigen Teilen des Nervensystems (namentlich Cerebralganglien) zuströmen, gleichfalls eine große Bedeutung für den Ablauf der Bewegungen zukommt.

Der Mechanismus, durch welchen das Pedalganglion die genannten wellenförmigen Flügelbewegungen vermittelt, ist nach Fröhlich der einer Reflexverkettung. Der Ablauf der Reflexbewegungen von vorn nach hinten wird aber noch durch einen weiteren wichtigen Faktor bedingt, das ist die höhere Erregbarkeit der vorderen Flügelanteile und ihres Reflexbogens. Schwache Reize veranlassen eine Kontraktion dieses Teiles, durch deren Kontraktion werden dann die benachbarten Flügelanteile zu reflektorischer Aktion angeregt usf., bis die Welle über den ganzen Flügel abgelaufen ist.

Bewegungen des Flügels werden ferner auch durch Reizung andersartiger Nerven ausgelöst. So ruft z. B. die Reizung des Cerebrobuccalkonnektives oder der zum Buccalganglion hinziehenden Nerven eine Bewegung des Flügels nach vorn hervor.

Die Reizversuche zeigen also nach Fröhlich „das Pedalganglion als gemeinsame Strecke für die von den verschiedenen Körperstellen kommenden Erregungen, es dient der Koordination der Flügelbewegungen und entspricht den in den Vorderhörnern des Rückenmarkes gelegenen Ganglienzellen auch durch seine charakteristische Reaktion mit Karbolsäure (s. u.). Das Cerebralganglion ist in seiner Beziehung zum Flügelmuskel als sensibler Mechanismus aufzufassen, welcher der feineren Regulation der Flügelbewegung dient. Seiner Lage und Funktion, sowie der charakteristischen Reaktion mit Strychnin (s. u.) nach entspricht es den in den Hinterhörnern des Rückenmarkes gelegenen Ganglienzellen".

Die in den Flügeln selbst gelegenen Ganglienzellen hätten dann die Funktion, die einheitliche Kontraktion der kompliziert angeordneten Muskelfaserzüge der Flügel zu ermöglichen.

Fr. W. Fröhlich suchte eine Reihe anderer allgemein physio-

logischer Fragen am Nervensystem von *Aplysia limacina* zu beantworten (31—34).

Dabei stellt er zunächst die Folgen elektrischer Reizungen verschiedener Teile des Zentralnervensystems, nach Freilegung desselben, auf die Flügelmuskulatur fest. Die Flügel kontrahieren sich bei Reizung der Flügelnerven, der Kommissuren zwischen Cerebral- und Pedalganglion, der Kommissur zwischen den Pedalganglien und der Intervisceralkommissur. Auch Reizung des zentralen Stumpfes eines Flügelnerven bewirkt reflektorische Zusammenziehung des Flügels, da das Pedalganglion Sitz von Flügelreflexen ist.

Bei Reizung des peripheren Flügelnervenstumpfes, sowie des zentralen Stumpfes eines gleichseitigen Flügelnerven ist der Einzelinduktionsschlag wirksam. Doch ist die Erregbarkeit des peripheren Stumpfes höher. Auch die Reizung der Cerebropedal- und Interpedalkommissur mit einzelnen Oeffnungsinduktionsschlägen ist bei einzelnen Tieren wirksam. Der Intervisceralnerv reagiert in der Regel auf Einzelreize nicht. Gerade umgekehrt verhält sich die Erregbarkeit dieser Nerven für die faradische Reizung und den konstanten Strom, sie ist bei den Cerebropedal- und Intervisceralnerven in der Regel am höchsten. Daraus wird gefolgert, daß einerseits die einzelne Erregungswelle bei dem Durchlaufen jeder Ganglienzellstationen ein Dekrement erfährt, und daß andererseits die Summationsfähigkeit der Zellstationen für schwache Reize stark ausgebildet ist.

Das Nervenmuskelpräparat, dessen sich FRÖHLICH bediente, wird in folgender Weise hergestellt. Es werden die Flügelnerven nahe am Pedalganglion mit dünnen Fäden angeschlungen und zentralwärts durchschnitten, von anhaftendem Bindegewebe befreit und nach außen geschlagen. Dann wird der ganze Flügel mit einem Teil des Fußes und des Körpers mit einem scharfen Messer so abgeschnitten, daß er durch die vorher eingestochenen Nadeln gestreckt bleibt. Nun ist es nicht schwierig, den Flügel auf einer Korkleiste zu fixieren, die etwas länger als die Flügelbasis ist, und mit Hilfe dieser Korkleiste den Flügel auf eine Glasplatte zu übertragen. Die Korkleiste kann so fixiert werden, daß der Rand, an dem der Flügel sitzt, in einer Ebene mit der Glasplatte liegt. Durch die Korkleiste wird eine Verkürzung des Flügels in der Richtung der Körperlängsachse und das Abgleiten von der Glasplatte verhindert.

Die neuen Wundränder schließen sich sogleich nach dem Abschneiden des Flügels, es kommt zu keinem Flüssigkeitsaustritt und die Flügel behalten ihre anfängliche Gestalt.

Was das weitere spontane Verhalten des Flügels nach Abtrennung seiner Nerven vom Pedalganglion anlangt, so sah FRÖHLICH die von JORDAN angegebene starke tonische Kontraktion nicht sogleich auftreten. Denn war das Versuchstier frisch gefangen und das Präparat bei der Herstellung nicht geschädigt worden, und wurde es vor dem Austrocknen geschützt und Reize chemischer, elektrischer oder mechanischer Natur möglichst ferngehalten, so konnten 5—6 Stunden vergehen, bevor die Tonussteigerung eintrat. Bis dahin behielt der Flügel das gleiche Aussehen wie jener der anderen Seite, welcher noch in Verbindung mit dem Schlundring stand, doch viel später trat die Tonuszunahme auf, wenn der Flügel mit dem Pedalganglion in Verbindung war. Das Cerebralganglion hat auf die Tonusentwicklung keinen Einfluß. Die Verkürzung tritt erst auf, wenn die Cerebropedal-

oder Interpedalnervenreizung anzeigt, daß die Leitung der Erregung durch das Pedalganglion gelitten hat.

Durch elektrische Reizungen (Einzel- und faradische Reize) an Flügelnerven oder am Cerebropedalkonnektiv wurde zunächst die Dauer des Ueberlebens der ersteren bezw. des Pedalganglions ermittelt. Die Leitfähigkeit des Pedalganglions für Einzelreize verschwindet nach etwa 5 Stunden, für die faradischen Reize nach etwa 10 Stunden. Die Flügelnerven bleiben dagegen bis zur 18. Stunde leitungsfähig; sie leben also bedeutend länger als das Pedalganglion. In Versuchen, bei welchen ein Teil des Flügels von Flüssigkeit bedeckt war, fiel es auf, daß die Erregbarkeit der Flügelnerven dieser Flügelteile früher erlosch, offenbar weil der Zutritt des Luftsauerstoffes durch die bedeckende Flüssigkeitsschicht verhindert war.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in den Flügelnerven wurde nach dem üblichen Verfahren myographisch untersucht, nämlich durch Vergleichung der Latenzzeiten nach Reizung einer peripheren bezw. zentralen Nervenstelle des Präparates, und als mittlerer Wert 400 mm in der Sekunde gefunden.

Auffallend war die lange Latenzzeit der Erregung, die für die dem Muskel näherliegende Reizstelle Werte zwischen 0,14 und 0,24 Sekunden zeigte. Diese großen Werte können nur zum geringsten Teil auf der Nervenstrecke beruhen, welche die Erregung noch durchlaufen muß. Die Verzögerung muß sich in den Flügelganglien abspielen, zu der noch die Latenzzeit des Muskels selbst hinzukommt.

Eine weitere Eigenschaft der normalen Aplysiennerven ist, daß sie mit einem deutlichen Dekrement leiten. Die Erregbarkeit an einer mehr zentral gelegenen Stelle des Flügelnerven zeigt sich nämlich in der Regel wesentlich niedriger als an einer peripheren Stelle. Besonders deutlich ist dies am Interviscerainerven.

Ein weiterer Unterschied zwischen der zentral und peripher gelegenen Reizstelle des Flügelnerven wurde manchmal darin gefunden, daß die Erregbarkeit des Flügelnerven für den Einzelreiz an der peripheren Reizstelle höher war als an der mehr zentral gelegenen Reizstelle, dagegen für die faradische Reizung umgekehrt höher an der zentral gelegenen Reizstelle. Die Einzelerregung würde also im Nerven ein Dekrement erfahren, die faradische Reizung wäre aber durch Summation der schwachen Erregungen besser wirksam. Wir hätten Summationserscheinungen vor uns, die ihren Sitz im Nerven selbst haben. Also auch diese Eigenschaft langsam reagierender Formen lebendiger Substanz wäre hier vertreten.

Wird nun künstlich durch Erstickung (indem der Nerv in passenden Glaskammern nach dem Verfahren der Verwornschen Schule der Wirkung von reinem Stickstoff ausgesetzt wird) die Reaktion der Nerven verlangsamt, dann treten die Erscheinungen des Dekrements und der Reizsummation noch deutlicher zutage.

Fröhlich stellte durch die erwähnte Methode der Erstickung nicht nur das O_2-Bedürfnis des Flügelnerven fest, sondern auch dasjenige anderer Teile des Zentralnervensystems der *Aplysia*, nämlich der Interviscerainerven, des Pedalganglions, des Visceralganglions, der Cerebralganglien. Er fand, daß das Sauerstoffbedürfnis der Flügelnerven und der Interviscerainerven, welche beide intrazentrale Bahnen vorstellen, gleich groß ist. Es ist jedoch weit geringer als das Sauerstoffbedürfnis der zentralen Ganglien. Andererseits sind die im Flügel

gelegenen Ganglienzellen weit weniger von der Sauerstoffzufuhr abhängig als die Ganglien des Schlundringes.

Folgende Tabelle gibt eine Uebersicht über die Erstickungszeiten der einzelnen Teile des Nervensystems von *Aplysia.*

Flügelnerv	397 Minuten
Interviseeralnerv	362 „
Pedalganglion	279 „
Pedal- + Visceralganglion	223 „
Beide Cerebralganglien	222 „

Zur Differenzierung verschieden reagierender Zentralbestandteile bediente sich Fr. W. Fröhlich der Methode der Vergiftung mit Karbolsäure und Strychnin. Tatsächlich fand er, daß das erstere Gift auch an Aplysien die typischen klonischen Krämpfe herbeiführt, indem es spezifisch die Pedalganglien angreift. Die Cerebralganglien werden dagegen elektiv von Strychnin affiziert.

Auch in anderen Eigenschaften, wie Reizsummation, „scheinbare Bahnung", Hemmung, scheint ferner das Nervensystem der Aplysien mit demjenigen der anderen Tiere übereinzustimmen. Denn der durch das Aplysiennervensystem vermittelte Tonus (vgl. oben p. 197) kommt auf Grund allgemeiner Prinzipien zustande, die für jede tonische Reaktion gelten: d. h. die Fähigkeit der lebendigen Substanz, die verschiedenartigsten Reize mit einer Folge von Erregungen zu beantworten; die lange Dauer der Kontraktion der tonisch reagierenden Muskeln. Die lange Dauer der Erregungsvorgänge im Muskel bedingt nämlich eine günstige Summation der durch die verschiedenen Reize ausgelösten Erregungen.

Die starken Tonussteigerungen, welche nach Ausschaltung des Nervensystems auftreten (vgl. oben), sind nach Fröhlich pathologischer Natur, indem sie auf einer Entartungs- bezw. Absterbereaktion und der schädigenden Wirkung von Reizen beruhen, die eine weitgehende Verlangsamung der Kontraktionsvorgänge im Muskel bewirken und dadurch eine bedeutende Steigerung der Summationsfähigkeit für die durch die verschiedenen Reize ausgelösten Erregungen bedingen.

Auch die Hemmungserscheinungen, welche am Nervensystem der Aplysien, durch künstliche Reizungen nachweisbar sind, lassen sich genau wie dies für die Hemmungen am Nervensystem höherer Tiere möglich ist, auf eine relative Ermüdung für schwache Reize zurückführen.

b) Untersuchungen an Pulmonaten.

Ueber Lage und Anordnung des Zentralnervensystems der Schnecken findet man ausreichende Angaben in den Lehrbüchern der Zootomie (Kükenthal, Hatschek und Cori).

Vom Gesichtspunkt der Physiologie des Nervensystems ist auch hier der gleiche Mangel an Untersuchungen zu beklagen wie bei den Aplysien. Denn auch hier fehlt es an einer hinlänglichen Analyse und Beschreibung der Tätigkeitserscheinungen und der Leistungen der Sinnesorgane und des Nervensystems unter normalen Verhältnissen. Die Untersuchungen auf diesem Gebiet beziehen sich wie gewöhnlich auf die Folgen von Abtragung oder künstlicher Reizung der verschiedenen Bestandteile des Nervensystems.

Die ersten Untersuchungen dieser Art wurden von Vulpian (61) ausgeführt. Zahlreiche und eingehende meist morphologische, zum Teil aber auch physiologische Beobachtungen verdanken wir Simroth (55, 56), dessen uns interessierende Angaben gelegentlich unten erwähnt werden sollen.

É. Yung (67) zerstörte durch eine erhitzte Nadel die verschiedenen Partien der Schlundganglien von *Helix pomatia* und *Arion rufus*.

Er fand, daß die völlige Zerstörung des supraösophagealen Ganglions die Bewegungen des Fußes, des Herzens und der Atmung nicht vernichtet; dagegen sind die oberen und unteren Tentakel sowie die Kiefer gelähmt. Die Koordination der Lokomotionsbewegungen erscheint jedoch schwer beeinträchtigt, da die großhirnlosen Tiere, obwohl sich ihr Fuß bewegen kann, kaum gehen können, indem *Helix* fast immer in ihrer Schale versteckt bleibt und *Arion* sich in sich zusammenzieht. Wenigen Individuen gelingt es zwar, sich fortzubewegen, ohne jedoch dabei eine Richtung einhalten zu können.

Zerstörung sämtlicher Nervenzentren vernichtet alle willkürlichen Bewegungen ebenso wie die Atembewegungen. Es bleiben noch Reflexe bestehen, solange die Gewebe nicht infolge des Blutverlustes und des Herzstillstandes zugrunde gegangen sind.

Im Gehirn gibt es ein Zentrum für die Bewegungen der Augententakel, da diese nach Zerstörung der am inneren Rande des Ganglions beiderseits gelegenen Anhäufung größerer Zellen gelähmt werden. Die Innervation ist ungekreuzt.

Die Versuchsergebnisse, welche K. Künkel (49) an verschiedenen Nacktschnecken (Arionen und Limaces) erzielte, waren folgende:

Unversehrte Tiere. Auf mechanische Reize reagieren die Limaces und Arionen verschieden. Wird ein spontan kriechender *Limax* auf dem Rücken oder auf der Sohle berührt, so stellt er in der Regel das Wellenspiel der Fußsohle auf einige Augenblicke ein, kriecht aber dann lebhaft weiter. Wird ein sich bewegender *Arion* in der gleichen Weise gereizt, so stellt er sofort das Wellenspiel ein, kontrahiert sich und verharrt längere Zeit in dieser Stellung.

Werden die auf einer Unterlage ruhig liegenden Nacktschnecken in Lampen- oder Sonnenlicht gebracht, so bewegen sich die Limaces sofort rasch vorwärts, während bei den Arionen erst nach einiger Zeit eine langsame Ortsbewegung erfolgt. Die Limaces sind also für Lichtreize empfindlicher als die Arionen.

Durchschneidungsversuche. 1) Wird den auf einer horizontalen Glasplatte oder einem glatten Brettchen kriechenden Nacktschnecken der Kopf durch einen rasch geführten Schnitt unmittelbar vor dem Mantel abgetrennt, so bewegen sich *Limax tenellus*, *Limax arborum* und *Limax agrestis* sofort mit großer Lebhaftigkeit weiter. Zur Ruhe gekommen, können die Fußwellen, also auch die Fortbewegung, wiederholt durch mechanische oder Lichtreize hervorgerufen werden. Die Reaktionsfähigkeit währte beim ersteren 2 bis $2^1/_2$ Stunden; bei den beiden anderen kürzere Zeit.

Limax variegatus, *L. cinereus* und *L. cinereoniger*, ebenso operiert, kontrahieren sich zuerst, bewegen sich aber dann vorwärts und können, zur Ruhe gekommen, durch oben genannte Reize wiederholt zur Fortbewegung veranlaßt werden.

Arion empiricorum, *A. hortensis* und *A. Bourguignati* verhalten sich, wie letztere Limaces, mit der Ausnahme, daß sie, zur Ruhe ge-

kommen, nur durch Lichtreize zu erneuter Bewegung veranlaßt werden.

2) Die Tiere werden durch einen Schnitt vor oder hinter der Mantelmitte in zwei Teile zerlegt.

Bei *Limax tenellus*, *L. arborum* und *L. agrestis* bewegen sich beide Teilstücke rasch fort; doch ist die Geschwindigkeit des Kopfstückes größer als die des Schwanzstückes. Das Kopfstück von *L. tenellus* bewegt sich auffallend schnell; es springt sozusagen vorwärts, während das Schwanzstück die Geschwindigkeit des unverletzten Tieres nicht erreicht.

Bei *L. variegatus*, *L. cinereus* und *L. cinereoniger* bewegt sich das Kopfstück ziemlich rasch fort, während das Schwanzstück, trotz der vorhandenen, rasch fließenden Wellen, beim *L. variegatus* und *L. cinereus* nur langsam, beim *L. cinereoniger* aber gar nicht vorwärts kommt, obgleich sich die Teilstücke ganz junger Tiere ähnlich verhalten wie die von *Limax arborum* und *L. agrestis*.

Bei den Arionen kontrahieren sich beide Teilstücke zuerst energisch; nach einiger Zeit aber beginnen in ihnen Fußwellen abzulaufen, und bei *Arion empiricorum* bewegt sich das Kopfstück, bei *A. hortensis* und *A. Bourguignati* aber beide Teilstücke langsam vorwärts.

3) Die Schnecken werden durch zwei oder mehrere Querschnitte in drei, vier und mehr Teile zerlegt.

Alle Teilstücke der Limaces zeigen sofort, die der Arionen erst nach einiger Zeit Fußwellen. Bei *L. tenellus* bewegen sich selbst die kleinsten Teilstücke vorwärts. Fällt ein Teilstück auf die Seite, so dauert das Wellenspiel an, und richtet man es wieder auf (da es sich von selbst nicht aufzurichten vermag), so bewegt es sich sofort weiter.

Nicht nur das Kopfstück des *L. tenellus*, sondern auch das sehr kleine Schwanzstückchen bewegt sich mit einer Geschwindigkeit fort, die bedeutend größer ist als die des unverletzten Tieres.

Sind die Teilstücke der Limaces zur Ruhe gekommen, so können sie durch mechanische und Lichtreize zu erneuter Tätigkeit (Fortbewegung) veranlaßt werden, während sich die Teilstücke der Arionen auf mechanische Reize kontrahieren und nur auf Lichtreize Fußperistaltik zeigen.

4) Durch Querschnitte wird ein *Limax tenellus* in mehrere Teile zerlegt und dann diesen Teilen die Sohle abgetrennt. In den so erhaltenen Sohlenstücken fließen die Wellen regelmäßig von hinten nach vorn und können, zur Ruhe gekommen, dadurch wieder hervorgerufen werden, daß das betreffende Sohlenteilchen mit einer Nadel gereizt wird.

Zur Erklärung aller dieser Tatsachen zieht Künkel die anatomischen Angaben Simroths, Havets und Langs heran, daß die Fußsohle der Schnecken reichlich mit Nervenelementen (Fasern und Zellen) versehen ist, und geht von der Behauptung Simroths aus: „Die in dem Maschenwerk der Fußmuskulatur der Pulmonaten auftretenden Ganglien sind sympathische und die Wellenbewegungen automatische“. Diese Definitionen sind offenbar nur auf die Analogie dieser Tätigkeitserscheinungen mit denjenigen des sympathischen Nervensystems der Wirbeltiere gegründet.

Aus der Beobachtung, daß Teilstücke ohne Pedalganglien und das ganze Zentralnervensystem, zur Ruhe gekommen, durch Reizung des Rückens wieder zur Bewegung veranlaßt werden, folgert Künkel ferner, daß es noch aufzufindende Nervenverbindungen (außer den bekannten) zwischen der Haut des ganzen Körpers und den im Fußnervennetz gelegenen Ganglien geben müsse.

Zur Erklärung des verschiedenen Verhaltens der Teilstücke der Arionen bezw. der Limaces zieht Künkel den Umstand in Betracht, daß dieses Verhalten ganz dem des unverletzten Tieres entspricht. Jeder *Arion* kontrahiert auf mechanische Reize seine Muskulatur, während er, dem Sonnenlicht ausgesetzt, sich diesem zu entziehen sucht, genau so wie jede andere Nackt- oder Gehäuseschnecke. Die Schnecken sind eben Nachttiere und lieben das Licht nicht.

Die Beobachtung schließlich, daß die Teilstücke der Limaces kräftigere Wellen aufweisen als die Arionen, würde mit dem Simrothschen Befunde im Zusammenhang stehen, daß das Fußnervennetz der Limaces viele Querkommissuren hat, die demjenigen der Arionen fehlen.

Die Versuche, welche Jordan an dem vom Eingeweidesack und Mantel befreiten Hautmuskelschlauch (der auch Ganglien enthält) von *Helix pomatia* (45) anstellte, wurden nach demselben Verfahren (verschiedene Belastung mittels einer Briefwage) und von demselben Gesichtspunkt aus durchgeführt, wie die später bei anderen marinen Wirbellosen angestellten, schon oben (vgl. p. 139) erörterten Untersuchungen.

Zwei gleichgroße in der oben angegebenen Weise präparierte Schnecken, von denen bei der einen noch der Schlundring entfernt wurde, werden je an einer Wage bei niederer Belastung (7,5 g) ausgespannt. Das ganglientragende Tier paßt sich viel schneller dem Gewicht an, da sich das des Schlundrings beraubte Tier nicht nur viel langsamer ausdehnt, sondern zuletzt auch mehr Gewicht trägt als das normale.

Bei großer Belastung (15—25 g) verhalten sich die Präparate wesentlich anders, indem der Tonus des normalen dauernd über dem Tonus des lädierten Tieres bleibt.

Jordan schließt daraus, daß das System I. Ordnung (d. h. das Tier ohne Ganglien, also das in den Muskeln selbst gelegene Nervennetz) die von ihm geforderten Anpassungen ohne Hilfe der Ganglien auszuführen vermag. Allein diese gehen in einem nicht zweckentsprechenden Maße vor sich; dieses wird erst durch die Regulation seitens der Ganglien innegehalten.

Weitere Versuche behandelten ebenfalls an beiden Präparaten die Folgen von Entlastung nach Belastung, sowie die Beeinflussung einer Tierhälfte durch die andere.

Auch dabei sah Jordan die Ganglien eine wesentlich regulatorische Rolle spielen; nicht nur, indem sie die Dehnung nach Entlastung schneller ausgleichen, sondern auch nach mäßiger Dehnung in geringerem Maße, nach übertriebener Dehnung aber in höherem Maße als das System I. Ordnung.

So fand Jordan, daß Belastung (Dehnung) der einen Tierhälfte in der anderen den Tonus herabsetzt, und zwar so, daß, wenn ein Teil des peripheren Nervennetzes die Kommunikation bildet, diese Herabsetzung eine geringfügige ist; wenn dagegen das Zentralnerven-

system die Brücke bildet, so erfolgt bei Belastung ein prompter Tonusabfall, bei Entlastung eine ebenso ausgesprochene und schnelle Steigerung.

Auch hier kann also das System I. Ordnung allein die Regulierung des Tonus besorgen, doch wesentlich unvollkommener als das zentrale Nervensystem.

Wurden in diesen Versuchen die von selbst eintretenden Aenderungen des Tonus festgestellt, so behandelte JORDAN in seiner zweiten Untersuchungsreihe (46) die Folgen künstlicher (faradischer) Reize an beiden Präparaten unter verschiedenartigen Versuchsbedingungen.

In seiner ersten Untersuchungsreihe über die zur Lokomotion dienenden peristaltischen Bewegungen der Fußsohle der Schnecken stellte W. BIEDERMANN (10) seine Versuche an Gehäuseschnecken (*Helix pomatia*) an.

Er fand zunächst, daß, obschon der unmittelbar sichtbare Ausgangspunkt der Wellenzüge normalerweise am Hinterende des Fußes zu liegen scheint (die Richtung dieser Bewegungen ist nämlich die von hinten nach vorn, sodaß es sich eigentlich um eine Antiperistaltik handelt), so doch die auslösenden Erregungsimpulse vorn innerhalb der Kopfregion ihren Ursprung haben müssen, wo sie offenbar durch den Reiz der Berührung mit einer festen Unterlage entstehen. Er sah nämlich, daß, wenn man eine gut ausgestreckte, lebhaft kriechende *Helix pomatia* von dem Substrate ablöst und dann nur das Kopfende des Fußes an einer Glasplatte haften läßt, sich, wie klein auch die Berührungsfläche sein mag, sofort innerhalb derselben ein lebhaftes Wellenspiel entwickelt. Ganz anders, wenn man den gleichen Versuch mit dem Endteile des Fußes anstellt. Selbst dann, wenn die ganze hintere Hälfte der flach ausgebreiteten Sohlenfläche einer kriechenden Schnecke mit einer Glasplatte in Berührung steht, während die vordere frei bleibt, bemerkt man keine Spur von Wellenbewegung.

An spontan in normaler Weise kriechenden Schnecken werden ferner die Wellen an verschiedenen Stellen der Sohlenfläche gleichzeitig ausgelöst und pflanzen sich dann von dem Entstehungsorte aus nach vorn fort.

Entsprechend der Tatsache, daß im Gegensatze zu den meisten Würmern keine Schnecke rückwärts kriechen kann, gelingt es auch niemals, etwa durch Reizung am Vorderende, die Richtung des Wellenzuges umzukehren; die Peristaltik bleibt hier stets und ausnahmslos eine rückläufig von hinten nach vorn gerichtete.

Zur Lösung der Frage nach den physiologischen Ursachen der Peristaltik der Schneckensohle und der Reizleitung führte BIEDERMANN folgende Durchschneidungsversuche aus:

a) Führt man bei einer ganz ausgestreckten, kriechenden *Helix pomatia*, nachdem man sie von der Unterlage vorsichtig abgehoben hat, mittels eines recht scharfen Rasiermessers einen Querschnitt über die Sohlenfläche senkrecht zur Mittellinie und so tief, daß man mit Sicherheit eine Durchtrennung des ja sehr oberflächlich gelegenen Nervennetzes annehmen darf, oder tötet man einen breiteren Streifen der Sohle mittels eines erhitzten Glas- oder Metallstäbchens ab, so läßt sich nachher, wenn das Tier wieder aus der Schale hervorkommt und kriecht, in keinem Falle eine Störung in der Koordination der Wellenbewegung vor und hinter dem Schnitte konstatieren. Nach

wie vor laufen die Wellen in der Richtung von hinten nach vorn über die ganze Sohlenfläche ab.

Biedermann konnte bei seinen zahlreichen Versuchen ausnahmslos feststellen, daß peristaltische Wellen hinter der durchschnittenen oder sonstwie verletzten und leitungsunfähig gemachten Stelle der Sohle nur dann zu beobachten waren, wenn die langen Sohlennerven nicht oder wenigstens nicht in ihrer Gesamtheit durchtrennt waren.

b) Die zweite Reihe der Versuche Biedermanns bezweckte, die langen Sohlennerven möglichst in ihrer Gesamtheit zu durchschneiden und so einen Teil der Fuß- (resp. Sohlen-)Muskulatur dem Einfluß der zentralen Ganglien zu entziehen. Derartige Versuche bieten größere technische Schwierigkeiten. Am besten gelang es ihm durch Anwendung eines spitzen, sichelförmig gekrümmten Messerchens. Je nachdem es darauf ankommt, sämtliche oder nur wenige der Nerven zu treffen, sticht man das Messer an dem durch vorherige Erwärmung[1]) erschlafften Fuß der Schnecke etwas nach innen vom Außenrande der Sohlenfläche oder genau in deren Mitte senkrecht zur Längsachse ein und zieht es nach genügend tiefer (nicht zu tiefer!) Einführung vorsichtig und langsam wieder nach außen, dabei die Sohlenfläche selbst in der gewünschten Ausdehnung durchschneidend.

An einem Tiere, bei dem es gelungen ist, sämtliche Sohlennerven etwa in der Mitte des Fußes zu durchschneiden, ist immer die außerordentlich starke Kontraktion der von der Schnittstelle aus hinteren Hälfte auffällig. Dieser ganze Abschnitt sieht sofort nach der Operation wie geschrumpft und vertrocknet aus und bildet zu dem normal entfalteten Vordertier gewissermaßen nur einen kaum halb so großen Anhang von gelbbräunlicher Farbe (Fig. 22).

Ein entsprechendes Verhalten zeigt eine Schnecke, bei der die Sohlennerven der einen Seite durchschnitten werden, indem die zugehörige Hälfte des Fußes von der Schnittstelle aus nach hinten sehr stark kontrahiert ist, während die andere normal innervierte die schönste Peristaltik zeigt (Fig. 23).

Aus seinen Versuchen an *Helix* zieht Biedermann folgende Schlüsse:

1) Die der normalen Peristaltik zugrunde liegenden Erregungsimpulse gehen lediglich von dem Pedalganglion aus und werden durch die langen Sohlennerven übermittelt.

2) Jeder dieser Nervenstämme versorgt nur ein bestimmtes Gebiet der Sohlenmuskulatur und ist nicht imstande, für sich allein die Peristaltik in der ganzen Sohlenfläche hervorzurufen.

3) Das periphere Nervennetz der Sohle mit seinen zahlreichen eingestreuten Ganglien ist an sich nicht imstande (wenigstens bei unseren *Helix*-Arten), geordnete Peristaltik der Sohlenmuskulatur zu bewirken. Es spielt lediglich die Rolle eines Vermittlers der vom Pedalganglion ausgehenden Erregungsimpulse und dient offenbar erst in zweiter Linie der Koordination derselben.

4) Neben der Rolle eines „motorischen Hauptzentrums“ hat das Pedalganglion auch noch die weitere, nicht minder wichtige Aufgabe, den „Tonus“ der gesamten Fußmuskulatur dauernd zu beherrschen, und

1) Ein $^1/_1$—$^1/_2$-stündiger Aufenthalt der Schnecken in Wasser von 30—35° C ist nach Biedermann das beste Mittel, um die beim Experimentieren mit diesen Tieren sehr störende Neigung zur dauernden tonischen Kontraktion zu beseitigen.

zwar im Sinne einer stetigen Hemmung. Jede dem Einfluß des genannten Ganglions entzogene Muskelpartie gerät in einen Zustand stärkster, dauernder Kontraktion (Tonus).

c) In einer dritten Versuchsreihe bemühte sich BIEDERMANN, den Einfluß der Reizung vorher durchschnittener Sohlennerven auf die tonisch kontrahierten Muskeln des Fußes festzustellen. Hierzu wurden die hinteren Sohlennerven, nach deren Freilegung, Abbindung hinter dem Pedalganglion und Isolierung, auf zwei Platinelektroden



Fig. 22.

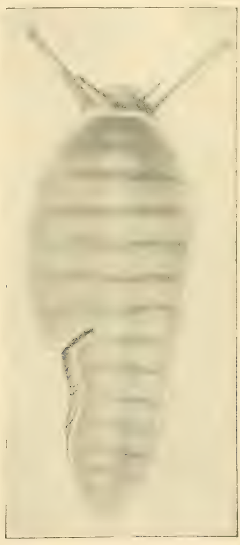


Fig. 23.

Fig. 22. *Helix pomatia* von der Sohlenfläche her gesehen nach Durchschneidung aller Sohlennerven in der Mitte des Fußes. Die punktierte Linie entspricht dem normalen Umriß (BIEDERMANN).

Fig. 23. *Helix pomatia* nach Durchschneidung der Sohlennerven der rechten Seite in der Mitte des Fußes. Starker Tonus der entsprechenden Muskelpartien (BIEDERMANN).

mit den Wechselströmen eines Schlitteninduktoriums gereizt. Bei einem gewissen, nach Umständen wechselnden Rollenabstande sieht man Bewegungen an der Oberseite, am Rande und an der Sohlenfläche der hinteren Fußhälfte auftreten, indem sich bald hier, bald dort Muskelbezirke kontrahieren, um gleich wieder zu erschlaffen. Auffallend ist dabei die während der Reizung sichtlich fortschreitende Schwellung und Glättung der ursprünglich so stark geschrumpften

und gerunzelten Muskelmasse. Die tonisch kontrahierten Fußmuskeln erschlaffen also mehr oder weniger bei Reizung der völlig isolierten Sohlennerven.

Auch wenn die Platinelektroden, anstatt auf die isolierten Sohlennerven, auf die nach Abtragung des Kopfes, des Mantels und der Eingeweide entstandene Rückenwunde gelegt werden, bewirkt die Reizung bei entsprechender Abstufung der Stromstärke eine ganz deutliche primäre Erschlaffung der gesamten Fuß- resp. Sohlenmuskulatur.

Will man bei der Reizung eine primäre stärkere Kontraktion herbeiführen, so muß man in der Regel die Rollen fast zur Hälfte übereinander schieben. Aber selbst dann sieht man im Verlauf einer solchen übermäßig starken Reizung gewöhnlich Kontraktion und Erschlaffung in unregelmäßiger Weise abwechseln.

Trotz sorgfältigster Abstufung der Reizstärke gelang es Biedermann jedoch nicht, eine völlig koordinierte Peristaltik der Sohlenmuskulatur von normalem Charakter herbeizuführen.

Das Versuchsobjekt der weiteren Untersuchungen Biedermanns (11) über die Innervation der Schneckensohle bildeten die Nacktschnecken (namentlich *Limax agrestis*), die sich insofern prinzipiell anders verhalten, als die Gehäuse-Landschnecken (*Helix*), als sie, wie Künkel zuerst beschrieben und Biedermann bestätigt hat, ihre Sohle für sich, ja jedes kleinste Stückchen derselben, ganz unabhängig von den Ganglien des Schlundringes, die Fähigkeit besitzt. sich automatisch peristaltisch zu bewegen.

Diese Tatsache legte Biedermann die Vermutung nahe, daß, wenn hier wirklich die lokomotorischen Wellen vom peripheren Gangliennetze der Sohle vermittelt resp. ausgelöst werden, sich vielleicht auch Unterschiede in der Anordnung und im Bau desselben in den beiden Fällen würden auffinden lassen, so daß es möglich wäre, den funktionellen Verschiedenheiten entsprechende anatomische Differenzen im Sohlennetze von *Helix* und *Limax* nachzuweisen. Tatsächlich gelang es Biedermann, derartige Unterschiede im Bau und Anordnung des Nervennetzes nachzuweisen.

Er fand nämlich, besonders unter Anwendung der Färbemethode mit Goldchlorid und Reduktion mit Ameisensäure (sog. Löwitsches Verfahren), daß das ganglienreiche Nervennetz der lokomotorischen Mittelsohle der Nacktschnecken in einer ganz bestimmten Weise angeordnet ist, d. h. eine besondere Form hat, die ihm eine ganz auffallende Aehnlichkeit verleiht mit dem bekannten Strickleiternervensystem vieler Arthropoden.

Wegen der weiteren anatomischen Einzelheiten bezüglich des Baues dieses Nervennetzes auf das Original verweisend, seien hier noch die physiologischen Versuchsergebnisse mitgeteilt, die Biedermann an den Nacktschnecken erzielt hat.

Man kann in der Zertrennung einer *Limax*-Sohle so weit wie irgend möglich gehen, ohne die lebhafte Peristaltik im geringsten zu stören. Man kann z. B. mit flachen Scherenschnitten Stückchen des beweglichen Mittelstreifens der Sohle von 2—3 mm Länge und so dünn abtrennen, daß dieselben fast nur aus der betreffenden Mittelschicht bestehen, und gleichwohl sieht man jedes Stückchen wie ein Herz pulsieren. Man kann sogar das Mikroskop zur Untersuchung der dünnen durchscheinenden Stückchen verwenden.

Die peristaltischen Wellen laufen dabei immer in der Richtung von hinten nach vorn, indem sie unveränderlich vom kaudalen Querschnitt eines herausgeschnittenen Segmentes ausgehen. Dieselben entstehen offenbar auch hier, wie bei *Helix*, gleichzeitig an mehreren Stellen der Sohle, und jedes Stückchen trägt die Bedingungen geordneter automatischer Tätigkeit in sich.

Folgen künstlicher Reize. Ist ein derartiges Teilstück der Sohle zur Ruhe gekommen, so kann man es durch künstliche mechanische Reize wieder zur Tätigkeit veranlassen. Dabei ist bemerkenswert, daß sich von dem Reizorte aus die Erregung anscheinend leichter in der Richtung nach hinten fortpflanzt und ausbreitet als kopfwärts, denn man sieht das Wellenspiel in der Regel an der kaudalen Seite der gereizten Stelle und an dieser selbst beginnen und nach hinten übergreifen, während kopfwärts oft noch vollkommene Ruhe herrscht.

Ferner sah Biedermann oft, daß bei lokaler Reizung die Bewegung nicht an der Reizstelle oder in deren nächste Nähe beginnt, sondern weit davon entfernt am Schwanzende. Offenbar ist ein solches Verhalten nur unter der Voraussetzung einer durch nervöse Apparate vermittelten Leitung erklärbar. Hiermit stimmt auch die weitere Beobachtung überein, daß bei querer Durchschneidung einer zur Ruhe gekommenen *Limax*-Sohle nicht etwa zunächst von der Schnittstelle eine Kontraktionswelle ausgeht, sondern gleichzeitig an verschiedenen Punkten Wellen entstehen.

Bei solchen Reizversuchen muß man den primären, meist lokalen Reizerfolg von der erst später und allmählich sich entwickelnden Peristaltik unterscheiden. In dem Momente, wo man z. B. mit einer Nadelspitze eine Stelle der Randstreifen der Sohle eines ruhig gewordenen, doch gut erregbaren *Limax* leise berührt, sieht man nur die nächste Umgebung sich kontrahieren, so daß an der betreffenden Stelle eine dellenförmige Einziehung entsteht, ohne daß zunächst irgendwo die Peristaltik erwachte. Erst wenn man die berührte Stelle kontinuierlich reizt, indem man mit der Nadelspitze leicht hin und her streift, entwickelt sich allmählich die Peristaltik der Sohle, die längere oder kürzere Zeit noch fortdauert, nachdem die Reizung aufgehört hat.

Nicht bloß von den Randteilen der Sohle, sondern von jeder beliebigen Stelle der Körperoberfläche aus kann die erloschene Sohlenperistaltik durch mechanische Reizung ausgelöst bezw. verstärkt werden.

Bei manchen größeren Formen von Nacktschnecken (*Arion*, *Limax cinereoniger*) können übrigens peristaltische Wellen nicht nur an dem lokomotorischen Mittelstreifen der Sohle auftreten, sondern auch in der Oberfläche der Rückenhaut, die sich bekanntlich durch eine sehr dichte Runzelung auszeichnet.

Alle diese Erscheinungen, d. h. sowohl die Auslösung der Peristaltik der Mittelsohle bei *Limax*, wie die mehr oder weniger ausgebreiteten Kontraktionen der Muskeln des Fußes und des Mantels bei noch so scharf umgrenzter Reizung, werden von Biedermann als durch Nerven vermittelte „periphere“ Reflexe aufgefaßt, „in ganz demselben Sinne, wie man sie zurzeit auch für den isolierten Wirbeltierdarm wohl ziemlich allgemein annimmt“.

Folgen andersartiger Reizungen. Induktionsströme eignen sich ebenfalls sehr gut, um die abgeschwächte oder ganz auf-

gehobene Peristaltik der Sohle bei geköpften *Limax*-Exemplaren reflektorisch wieder hervorzurufen.

Außerdem reizte Biedermann elektrisch die entweder frei präparierten oder in situ belassenen langen Pedalnerven bei *Limax*. Zunächst konnte er dabei die Angabe Bethes (vgl. oben p. 195) vollauf bestätigen, daß die lokomotorischen Wellen der Sohle an Heftigkeit zunehmen. Außerdem fand er, daß in der Regel auch die Zahl der Wellen beträchtlich zunimmt. Bei recht sorgfältiger Abstufung der Stromstärke kann man auch noch die weitere Tatsache feststellen, daß innerhalb gewisser Grenzen der Reizstärke auch ein gegenteiliger Erfolg erzielt werden kann, d. h. Hemmung einer im Gang befindlichen Peristaltik, bei völliger Erschlaffung der Muskeln.

Schwache Kettenströme fand übrigens Biedermann hierzu wesentlich geeigneter als Induktionsströme.

Infolgedessen nimmt er die Existenz besonderer Hemmungsnerven an, welche neben „motorischen" Fasern in den Pedalnerven verlaufen.

Das Gesamtergebnis, zu dem Biedermann auf Grund seiner oben erwähnten Untersuchungen über die Natur der lokomotorischen Wellen der Fußsohle der Schnecken gelangt, ist etwa das folgende.

Zunächst darf es wohl als sicher gelten, daß die peristaltische (oder eigentlich antiperistaltische) Bewegung nicht myogenen, sondern neurogenen Ursprunges ist. Für *Helix* lehrt der Erfolg der Durchschneidung und Reizung der Pedalnerven, daß die Sohlenperistaltik unter normalen Verhältnissen ausschließlich oder doch ganz überwiegend von den nervösen Zentralorganen und speziell vom Pedalganglion abhängig ist. Zweifelhaft bleibt hier dagegen die automatische Funktion des peripheren Nervennetzes, denn es läßt sich der Einwand machen, daß infolge des nicht mehr schwindenden (myogenen) Tonus, welcher die Nervendurchschneidung begleitet, Peristaltik nicht mehr zum Ausdruck kommen kann, selbst wenn im Sohlenplexus autochthon rhythmische Erregungsimpulse entstehen. Diese automatische Funktion des peripheren Nervennetzes tritt dagegen sehr deutlich bei den Nacktschnecken (*Limax*, *Arion*) zutage.

Der Grund für diesen Unterschied wäre nach Biedermann nicht in besonderen Eigenschaften der Muskeln der Sohle zu suchen, indem etwa die einen nach Abtrennung von den Zentren dauernd bis zum Tode verkürzt bleiben, die anderen aber früher oder später wieder von selbst erschlaffen. Auch bei *Limax* bleiben ausgeschnittene Muskeln, welche des Nervennetzes entbehren (z. B. die Rückziehmuskeln der Augen und des Schlundkopfes), dauernd verkürzt. Viel wahrscheinlicher handelt es sich um Verschiedenheiten der Innervation, vor allem um quantitative Unterschiede in der Entwicklung der Autonomie des peripheren Ganglienetzes der Sohle, welches ja in jedem Falle unter der Herrschaft übergeordneter Zentren des Schlundringes steht und wie das Herz oder der Darm der höheren Tiere von außen her sowohl durch motorische wie hemmende Fasern beeinflußt wird. Wenn bei *Limax* der Sohlenplexus auch an sich imstande ist, die Muskeln des lokomotorischen Apparates der Sohle im einen wie im anderen Sinne zu beeinflussen, so braucht das bei anderen Schnecken nicht in demselben Maße der Fall zu sein.

Sowohl bei *Limax* wie bei *Helix* stellen also bestimmte, in gleichen Abständen voneinander gelegene und der Zahl und dem Orte nach den gleichzeitig entstehenden Wellen entsprechende Querbrücken

des gangliösen Sohlennervennetzes, resp. Gruppen von solchen, die Ausgangsorte der Bewegung dar. Während aber ersterenfalls die Erregung autochthon im Sohlennetze selbst (wahrscheinlich unter Vermittlung der großen segmental geordneten Ganglien) entsteht oder entstehen kann, bleibt dies für *Helix* zweifelhaft, bei der vieles dafür spricht, daß die auslösenden Erregungsimpulse primär vorn in der Kopfregion, also im Pedalganglion entstehen, die Queranastomosen des Sohlennetzes demnach erst sekundär in Mitleidenschaft gezogen werden.

Zu dem so auffallend verschiedenen physiologischen Verhalten kommen noch die sehr charakteristischen Formunterschiede des Nervennetzes der Sohle in beiden Fällen hinzu. Darf man aus der Aehnlichkeit der Struktur, welche bei *Limax* die großen segmental geordneten Reihenganglien mit dem Strickleitersystem der Würmer und der Arthropoden so auffällig zeigen, auch auf eine solche der Funktion schließen, so würde man in jenem Bau eine sehr ansprechende Erklärung für die so sehr ausgeprägte Automatie der *Limax*-Sohle finden.

Bezüglich der Versuchsergebnisse von O. P. Jenkins und A. J. Carlson (43) über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung an Nervenkonnektiven von *Pleurobranchaea californica*, *Ariolimax columbianus*, *Limax maximus* und einigen Cephalopoden siehe unten (p. 233).

An *Helix pomatia*, *aspersa* und *Zonites algirus* fand E. Heckel (39), daß Strychnin tetanische Krämpfe hervorruft, wie an höheren Tieren.

Schließlich sei noch erwähnt, daß nach A. G. Moglia (51) die in den Ganglienzellen der Gasteropoden (Prosobranchier, Opisthobranchier und Pulmonaten) enthaltenen gelbgrünen Farbstoffkörner zur Vermittlung von Atmungsvorgängen dienen. Auch die Zentren dieser Tiere hätten somit ein höheres Sauerstoffbedürfnis als die übrigen Gewebe. Es würde also hier etwas Aehnliches bestehen, wie in den Zentren von *Sipunculus* (vgl. p. 133 f.).

C. Cephalopoden.

Die Cephalopoden bilden ein für das Studium der Funktionen des Nervensystems recht geeignetes Versuchsobjekt, sowohl wegen der Mannigfaltigkeit der nervösen Leistungen dieser hochdifferenzierten Tiere, wie wegen der Leichtigkeit, mit der man sie an den biologischen Anstalten bekommen und in Gefangenschaft erhalten, beobachten und operieren kann. Von den verschiedenen Cephalopoden kommen hier namentlich die Octopoden (*Octopus vulgaris*, *macropus*, *Eledone moschata*) in Betracht, an denen wohl die meisten unten zu erwähnenden Untersuchungen ausgeführt worden sind.

Neuerdings bemühte sich V. Bauer (6), die bisher vorliegenden physiologischen Kenntnisse über Cephalopoden (mit eingehender Berücksichtigung der anatomischen Daten) zusammenzufassen.

Morphologische Vorbemerkungen.

In Zusammenhang mit der hohen Differenzierung, namentlich der weitgehenden Entwicklung der Sinnesorgane (besonders Augen) und der motorischen Organe

(Mantel, Trichter, Arme) sind hier alle nervösen Gebilde stark entwickelt. Der Abhandlung Bauers seien folgende Angaben entnommen.

In der Ganglienmasse des Schlundringes (sogenanntes Gehirn) werden zunächst zwei Teile unterschieden: die Supra- und die Subösophagealportion, welche beide jedoch jederseits durch eine vordere und eine hintere Kommissur in Verbindung

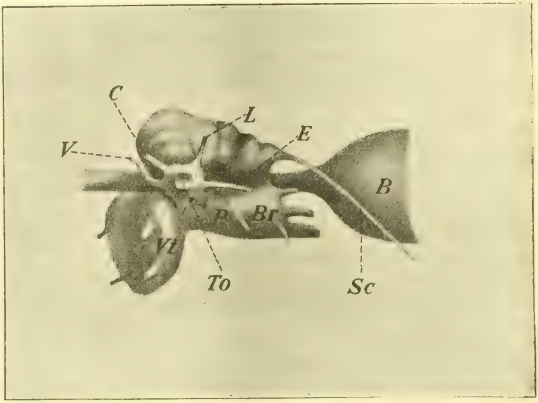


Fig. 24. Gehirn von *Eledone* mit den Augennerven, von der rechten Seite gesehen, nach Jatta (publiziert von Magnus). *B* = Bucca, *Br* = Brachialganglion, *C* = Kolorationsnerv der Iris, *E* = Erweiterungsnerv der Pupille, *L* = Ligament zur Befestigung des Gehirns an der knorpeligen Schädelkapsel, *P* = Pedalganglion, *Sc* = Stomatocerebralkonnektiv, *To* = Tractus opticus, *V* = Verengerungsnerv der Pupille, *Vi* = Visceralganglion (aus Bauer).

stehen. Namen und Lage der verschiedenen die genannten Teile der zentralen Masse zusammensetzenden Ganglien ergeben sich deutlich aus den nebenstehenden Abbildungen und deren Text.

Außer den im Schlundring gelegenen nervösen Gebilden gibt es auch hier andere peripher gelegene Ganglien und Nerven, nämlich 1) die Augenganglien, die durch die Pedunculi oder Tractus optici mit den hinteren Seitenkommissuren des

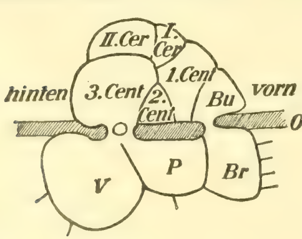


Fig. 25. Gehirn von *Eledone* von der rechten Seite gesehen, schematisch nach Dietl und Magnus. *Br* = Brachialganglion, *Bu* = Buccalganglion, *1., 2., 3. Cent* = 1., 2., 3. Centralganglion, *I., II. Cer* = 1., 2. Cerebralganglion, *Oe* = Oesophagus, *P* = Pedalganglion, *V* = Visceralganglion (aus Bauer).

Gehirns verbunden sind; 2) die Kolorationsganglien (Ganglia pedunculi), welche den Tractus opticus mit einem kurzen Stiel aufsitzen und die (wie ihre Name besagt) die Tätigkeit der Chromatophoren regeln; 3) die Stellar- oder Mantelganglien, welche mit den Visceralganglien durch die Mantelnerven (eigentlich Mantelkonnektive oder -kommissuren, da es sich um interzentrale Bahnen handelt) verbunden sind; 4) die

Ganglienstränge der Arme, deren Längskommissuren aus den Brachialganglien entspringen, und 5) das dem Buccalganglion der Oktopoden entsprechende Ganglion suprabuccale der Decapoden. Auch ein nicht näher untersuchtes Irisganglion wäre hier noch zu erwähnen.

Anatomisch näher untersucht sind ferner folgende periphere Nerven: die der Lippenhaut, des Trichters, die somatischen Nerven (der Körperwand), die Stellarnerven (d. h. die Nerven, welche von dem Mantel- oder Stellarganglion zum Mantel hinziehen), die Nerven der Arme, der Sinnesorgane, sowie das periphere Nervengeflecht der Haut mit den Chromatophorennerven.

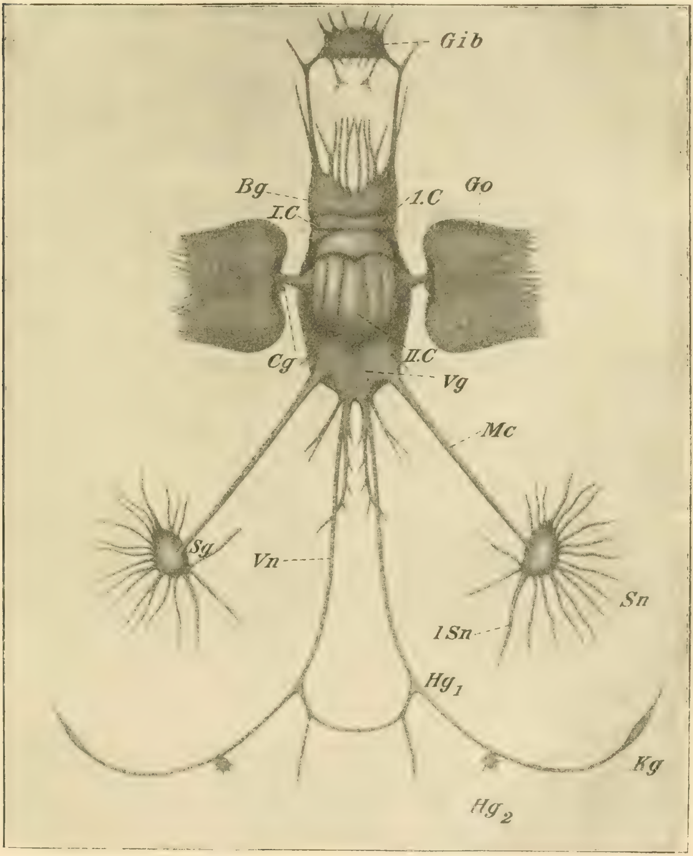


Fig. 26. Uebersichtsbild des Nervensystems von *Eledone moschata*. Nach JATTA (publiziert von UEXKÜLL). *Bg* = Buccalganglion, *1. C* = 1. Centralganglion, *I. C, II. C* = 1. und 2. Cerebralganglion, *Cg* = Kolorationsganglion, *Gib* = Ganglion infrabuccale, *Go* = Ganglion opticum, Hg_1, Hg_2 = 1. und 2. Herzganglion, *Kg* Kiemenganglion, *lSn* = langer Stellarnerv, *Mc* = Mantelkonnektiv (Mantel„nerv"), *Sg* = Stellarganglion, *Sn* = Stellarnerven, *Vg* = Visceralganglion, *Vn* = Visceralnerven (aus BAUER).

Es erübrigt noch, das Eingeweidenervensystem zu erwähnen, welches in zwei Abteilungen zerfällt: den stomatogastralen Anteil, welcher hauptsächlich den Darmkanal versorgt, und den cardiobranchialen Anteil, welcher vorwiegend das Herz und die Kiemen innerviert.

Der erstere Teil besteht der Reihe nach aus den folgenden nervösen Gebilden: dem Stomatocerebralkonnektiv, dem Ganglion infrabuccale, dem Stomatogastralkonnektiv und dem Ganglion gastricum.

Der zweite Teil besteht aus den Visceralkonnektiven (sogenannten Visceralnerven), welche zum ersten und zweiten Herzganglion, sowie schließlich zu den Kiemenganglien führen.

Sinnesorgane. Die Cephalopoden besitzen hochdifferenzierte und fein funktionierende Sinnesorgane, durch deren Vermittlung sie über einen ansehnlichen, wohl mit denjenigen der Wirbeltiere vergleichbaren Lichtsinn, Geruchsinn, Tastsinn und Lagesinn verfügen. Zur Beantwortung der von diesen Sinnesorganen aufgenommenen und umgewandelten spezifischen Reize der Umgebung vermögen die Nervenzentren dieser Tiere so mannigfaltige Reaktionen auszuführen.

Erfolgsorgane. Die peripheren Erfolgsorgane der Cephalopoden werden von recht verwickelten Systemen besonderer glatter Muskelfasern dargestellt, wie bei den übrigen Mollusken. Nur treten hier in Zusammenhang mit der Fähigkeit, mannigfaltige Bewegungskomplexe auszuführen, noch mehrere differenzierte Muskelsysteme auf, wie z. B. diejenigen der Arme, der Saugnäpfe, der Chromatophoren etc.

a) Leistungen des Nervensystems. Am unversehrten Nervensystem ausgeführte Untersuchungen. Zur Analyse der die verschiedenen Reflexe auslösenden Bedingungen.

Die durch das Nervensystem vermittelten Tätigkeitserscheinungen der Cephalopoden sind recht mannigfaltig. Vor allem kommen hier in Betracht die durch Einwirkung adäquater Umgebungsreize zustande kommenden Reflexe. Das Reflexleben dieser Tiere ist, dem Bau und der Entwicklung ihres Nervensystems und ihrer Sinnesorgane wohl entsprechend, so reich und so kompliziert, daß es nur mit denjenigen der höheren Wirbeltiere vergleichbar erscheint.

Wie immer, können die verschiedenen dabei auftretenden Reflexakte je nach ihrem Zweck, nach den sie auslösenden adäquaten Reizen und den sie vermittelnden Sinnesorganen, oder aber auch je nach den peripheren in Tätigkeit versetzten Erfolgsorganen eingeteilt werden. Somit lassen sich zunächst wesentlich zwei Hauptgruppen von Reflexakten unterscheiden, diejenigen, welche der Befriedigung biologischer Bedürfnisse des Individuums und der Species (also Nahrungs- oder Fortpflanzungszwecken) zugeordnet sind, und diejenigen, welche zur Verteidigung und zum Schutze des Individuums dienen. Sowohl die ersteren wie die letzteren kommen durch koordinierte Tätigkeit bestimmter Muskelgruppen zustande. Man unterscheidet dann Bewegungen eines Teiles und des ganzen Körpers (lokomotorische Bewegungen), Bewegungen der Saugnäpfe und Chromatophorenbewegungen (Hautfärbung).

Die die genannten Reflexakte auslösenden peripheren Reize sind ferner verschiedener Natur. Zunächst seien die durch das hochentwickelte Auge vermittelten Gesichtsreize erwähnt. Eine ganz besondere Rolle spielen dann aber die durch den feinen Tastsinn vermittelten Druckreize. Im Gebiete der Nahrungsreflexe wurde ferner festgestellt, daß auch der Geruchssinn (Witterung) eine sehr wichtige Rolle spielt.

1. Lokomotionsbewegungen und Verteidigungsreflexe.

Bezüglich der Lokomotionsbewegungen der Cephalopoden sind zwei Hauptfälle besonders zu unterscheiden, je nachdem es sich um Formen handelt, die ein nektonisches Leben zeigen, d. h. fortwährend frei im Wasser schwimmen (Decapoden: *Loligo*, *Sepia*), oder um Formen, die am Meeresboden ihren gewöhnlichen Aufenthaltsort besitzen (Octopoden: *Octopus*, *Eledone*). Bei den ersteren sind es die Seitenflossen, deren Wellenbewegungen das Schweben bezw. Schwimmen des Körpers im Wasser bewirken. Bei den zweiten, denen Seitenflossen fehlen, sind es die Saugnäpfe und die eigenen Muskeln der Arme, welche das Kriechen auf dem Boden veranlassen. Doch vermögen sie auch im Wasser recht mannigfaltige Schwimmbewegungen auszuführen, und zwar nach einem mechanischen Prinzip, das wohl auch den Decapoden (und noch einer größeren Anzahl anderer Wassertiere) gemeinsam ist.

Das ist die Verwertung der infolge der Atembewegungen ohnehin entstehenden Wasserströme zu mechanischen Zwecken. Im vorliegenden Falle wird das Wasser bei der Einatmung infolge der aktiven Mantelausdehnung in die Mantelhöhle durch die beiden seitlichen Mantelspalten eingesaugt, um dann bei der darauffolgenden Ausatmungsphase infolge der Zusammenziehung des Mantels durch den Trichter wieder hinausgepreßt zu werden. Die mechanische Folge

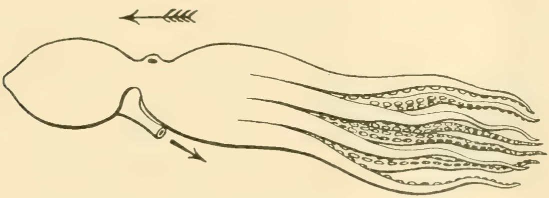


Fig. 27. *Octopus*, der nach hinten schwimmt (Fluchtbewegung).

dieses Auspressens des Atemwassers bei der Ausatmung ist es, die zum Zwecke der Fortbewegung des Körpers verwertet wird. Dadurch entsteht nämlich ein (je nach der Stärke der Mantelzusammenziehung) mehr oder minder kräftiger Rückstoß des ausströmenden Wassers, welcher besonders den im Wasser freischwebenden Tierkörper in entgegengesetzter Richtung zu bewegen vermag.

Da nun die Richtung des ausströmenden Atemwassers leicht durch passende Bewegungen und Festhalten des Trichters nach allen Seiten hin verlegt werden kann, so ergibt sich, daß die Tiere dadurch nach allen Richtungen im Wasser zu schwimmen vermögen. Wird z. B. der Trichter kopfwärts gerichtet (wie es in der obenstehenden Fig. 27 der Fall ist, welche derartige Bewegungen an *Octopus* veranschaulicht), so strömt das ausgepreßte Atemwasser kopfwärts aus und bewirkt infolgedessen einen Rückstoß, der den Tierkörper rückwärts treibt. Wird dagegen (Fig. 28) der Trichter rückwärts gebeugt gehalten, so strömt das Atemwasser rückwärts aus und bewirkt dadurch einen Rückstoß, der den Tierkörper kopfwärts treibt. Durch entsprechende

seitliche Verlegung des Trichters können die verschiedensten Seitenbewegungen erfolgen.

Das Weibchen des Octopoden *Argonauta argo*, das zum Unterschiede von *Octopus* und *Eledone* eine ununterbrochene nektonische Lebensweise aufweist, hält sich entgegen der Schwerkraft und schwimmt im Wasser lediglich durch den erwähnten Mechanismus der Repulsion des Wasserstromes, der aus der Mantelhöhle durch den für gewöhnlich nach unten zu gerichteten, doch nach allen Richtungen hin beweglichen Trichter herausgepreßt wird (3).

Bei den Decapoden (*Loligo* und *Sepia*), die, wie gesagt, fast nie am Boden ruhen (außer den Sepien, die ihren Aufenthalt abwechselnd im Wasser und am Boden nehmen), stellt der besprochene Mechanismus die notwendige Ergänzung der Flossenbewegungen dar, damit die Tiere nach allen Richtungen hin, also hauptsächlich kopf- wie rückwärts fortschwimmen können.

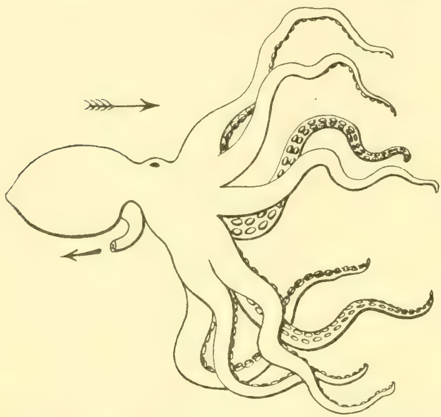


Fig. 28. *Octopus*, der nach vorn schwimmt. (Fangbewegung.)

Bei den für gewöhnlich am Seeboden seßhaften bezw. kriechenden Octopoden (5) kommt die besprochene Bewegungsart im Wasser namentlich in zwei verschiedenen Fällen zustande, d. i. wenn die Tiere zur raschen Fortbewegung veranlaßt werden, entweder um einem Feinde zu entweichen oder um die lebende Beute (Krabben) zu ergreifen. Im ersteren Falle (Fluchtbewegungen) schwimmt *Octopus* rückwärts, indem er den Trichter nach vorn hält, aus dem noch eventuell direkt gegen den Feind Tinte ausgeworfen werden kann (vgl. Fig. 27). Im zweiten Falle schwimmt das Tier kopfwärts, wobei die Arme nicht zusammengehalten (wie im vorangehenden Falle), sondern derart voneinander ausgestreckt werden, daß durch sie und die an ihrer Basis befindliche Membran (sogenannte Schwimmhaut) ein etwa halbkugeliger Wasserraum zur Umgrenzung kommt (vgl. obige Fig. 28). Das Tier sucht zugleich die entfliehende Krabbe innerhalb dieses, von den zahllosen Saugnäpfen begrenzten glockenförmigen Wasserraumes einzuschließen, um sie dann durch Zusammenschlagen der Arme mit den Saugnäpfen, die auf jede, auch schwächste mechanische Reizung (Berührung des Krabbenkörpers) prompt und fest zukneifen, leicht fassen und zum Schnabel bringen zu können, wovon später noch die Rede sein wird.

Ein anderer, ebenfalls in den Muskeln des Mantels und des Trichters sich abspielender Reflexakt kann an *Octopus* in folgender Weise festgestellt werden. Jedes auf dem Boden einer Ecke seines

Bassins sitzende und ruhig atmende Individuum hält den Trichter an einer beliebigen Seite, rechts oder links, anscheinend gleichgültig, zwischen Kopf und Rumpf nach oben zu. Sein kreisrundes Ostium schließt sich in der Einatmungsphase (während das Atmungswasser durch beide seitlichen Mantelspalten in die Mantelhöhle eintritt) durch Zusammenfallen seiner Ränder, um sich dann abwechselnd während der nachfolgenden Ausatmungsphase durch Auseinanderweichen der Ränder weit zu öffnen.

Man ist nun imstande, das Tier künstlich dazu zu veranlassen, den Trichter auf eine bestimmte Seite zu richten und da zu halten. Wird z. B. der Trichter nach rechts oben gehalten, so braucht man nur an seiner linken Seite die Hand nahe der Glasscheibe des Bassins rasch gegen das Tier zu bewegen, damit es sofort seinen Trichter unter seinem Kopf herumführt und ihn an der linken Seite erscheinen läßt. Wird es nun von der rechten Seite her in derselben Weise mit der Hand bedroht, so bringt es seinen Trichter wieder prompt nach rechts zurück usw. Der Reflex tritt regelmäßig auf und wird gewöhnlich von anderen Reflexakten begleitet (d. h. Farbenwechsel, Aufmachen der Augenlider und der Iris).

Wird die Reizung oft wiederholt oder befindet sich das Tier in einem erhöhten Erregbarkeitszustand, so beschränken sich die Reaktionen nicht mehr darauf. Das Tier schwimmt dann von der Stelle heftig erregt weg, indem es manchmal auch zugleich die Tinte gegen die drohende Hand auswirft. Die dabei auftretenden Schwimmbewegungen erfolgen nach der ersten oben erwähnten Art (d. h. rückwärts: Fluchtbewegungen).

Der beschriebene Trichterreflex bildet das erste Glied des gesamten Reflexkomplexes der Flucht- oder Verteidigungsbewegungen. Indem nämlich der Trichter gegen den Feind gerichtet wird, bereitet sich das Tier dazu vor, nach der gleichen Richtung sein Atemwasser heftig auszupressen, um durch den dadurch bewirkten Rückstoß von ihm wegzuschwimmen. Zugleich setzt es sich in den Stand, seinen Tintenwurf, der ja auch durch den Trichter erfolgt, gegebenenfalls auf den Feind richten zu können.

Der gleiche Trichterreflex wird übrigens durch alle Gesichtsreize ausgelöst, die von *Octopus* als schädlich empfunden und infolgedessen vermieden werden. Hierher gehören also meist alle Handlungen, die man innerhalb seines Gesichtskreises vornimmt. Auch auf Annäherung seiner Genossen oder anderer Tiere, die im selben Bassin mit ihm zusammenleben, antwortet *Octopus* meist ebenso. Dies trifft besonders dann zu, wenn es sich um die ersten Tage seiner Gefangenschaft handelt, während welcher Zeitperiode es, ebenso wie alle frisch gefangenen Meeresbewohner, mannigfaltige Zeichen allgemeiner Erregung der Zentren (wie dyspnoische Atemtätigkeit, Verweigern des Futters usw.) aufweist.

Ein weiterer Reflexakt, der ebenfalls in die bisher besprochene Reihe der Verteidigungsreflexe gehört, besteht im folgenden. Wird das Tier stark und wiederholt mechanisch (z. B. durch Kneifen der Haut oder dergl.) gereizt, und vermochten es seine Fluchtbewegungen den schädlichen Reizen nicht zu entziehen (was z. B. in der ersten Zeit nach operativen Traumen der Fall ist), so nimmt das Tier mit seinem Körper und seinen Armen eine eigentümliche Stellung an, die wohl als Verteidigungsstellung bezeichnet werden könnte. Das

Tier sitzt dabei mit dem Rumpf dicht gegen die Wände einer Ecke seines Bassins gepreßt und hält seine sämtlichen Tentakel auf dem Rücken zurückgeschlagen, so daß der Schnabel, von einem Kranz von Saugnäpfen umgeben, vorn gegen die freie Seite sichtbar wird. Hierdurch werden also Kopf und Rumpf durch die Glaswände bezw. durch die Arme geschützt, und sämtliche Waffen (Schnabel und Saugnäpfe) zur Verteidigung gegen den Feind bereit gehalten.

Diese Kriegsstellung wird übrigens vom *Argonauta*-Weibchen ununterbrochen gezeigt, was offenbar mit seinem nektonischen Leben zusammenhängt (vgl. p. 214).

So viel über die Verteidigungsreflexe der Octopoden.

2. Reflexe zur Nahrungsbeschaffung.

Nicht minder kompliziert und mannigfaltig sind aber auch hier die Reflexakte, die zur Nahrungsbeschaffung gehören.

Oben wurden schon die kopfwärts gerichteten Schwimmbewegungen des Gesamttieres erwähnt, mit Hilfe deren die Beute (Krabben) gefangen wird. Der Gesamtkomplex der koordinierten Bewegungen, die dabei auftreten, läuft nun folgendermaßen ab.

Wird z. B. ein lebender Krebs einem ruhig dasitzenden *Octopus* ins Wasser gereicht, so daß das Beutetier innerhalb seines nicht sehr weiten Gesichtskreises zu liegen kommt, so reagiert der *Octopus* zunächst mit einer Erhebung des Kopfes, mit Farbenwechsel (indem sich dabei namentlich die den Augen benachbarte Hautgegend dunkelrot oder braun — je nach der *Octopus*-Species — färbt), ferner mit verschiedenen Bewegungen des Kopfes und der Augen (deren Iris sich dabei meist öffnet), die sämtlich den Zweck deutlich erkennen lassen, das Beutetier zu fixieren. Auch die Atembewegungen erfahren dabei eine Verstärkung an Umfang und Zahl. Solange aber der Krebs auf dem Boden (meist in Rückenlage) in seiner Totenstellung bewegungslos verharrt (und dies kann unter Umständen längere Zeit dauern), behält der Krake seine Lauerstellung bei. Es kann allerdings auch vorkommen, daß der Krake, wenn der Krebs hinlänglich lange scheintot daliegt, allmählich aufhört, auf ihn zu lauern. Am häufigsten ist jedoch der Verlauf so, daß, sowie der Krebs die ersten Beinbewegungen zum Aufstehen oder zur Ortsveränderung zu machen versucht, der *Octopus*, sich im ganzen Körper tiefrot färbend, mit seinen weit ausgestreckten Armen schnell auf ihn stürzt, um sich seiner zu bemächtigen. In der Regel werden vor den oben beschriebenen heftigen Schwimmbewegungen langsame Kriechbewegungen auf dem Boden und mit Hilfe der Saugnäpfe der Arme vollführt, die den *Octopus* der Krabbe näher bringen.

Es sind also unter normalen Umständen bestimmte Gesichtsreize, die von den sich bewegenden Krabben ausgehen, welche die genannten Fangbewegungen auslösen.

Auch ungenießbare sich bewegende Gegenstände sind imstande, diese Reflexakte hervorzurufen. Wird z. B. einem normalen hungernden *Octopus* vor den Augen mittels eines Fadens ein Stück Glasrohr hin und her bewegt, so ergreift er dasselbe rasch mit seinen Armen und Saugnäpfen, als ob es sich um einen Krebs handelte. Indem er nun das Rohr mit seinen Saugnäpfen festhält, betastet er es mit dem Ende eines Tentakels, welches er auch in die Lichtung des Rohres einführt.

Hierauf stößt er das Rohr weg. Wird der Versuch wiederholt, so wird das Glasrohr vom Tier von neuem ergriffen, um ebenfalls nach Betastung wieder weggestoßen zu werden.

Wenn also das Merkmal des Sichbewegens das Wesen der Gesichtsreize darstellt, welches die Gesamtheit der Fangbewegungen beim normalen Octopus auszulösen vermag, so bestimmt andererseits dies Merkmal allein nicht die Auslösung der weiteren eigentümlichen koordinierten Arm- und Saugnapfbewegungen, die nach dem Ergreifen der Beute den Reflexkomplex der Nahrungsaufnahme bilden. Die Reizwirkungen, die dabei eingreifen, werden zwar nicht nur durch den Tastsinn, sondern auch durch den Geruchsinn vermittelt, wie die später zu erörternden Versuchergebnisse nachweisen. Man könnte also kurz sagen, daß der *Octopus* die Beute sieht, sie jedoch erst durch Tast- und Geruchsinn als solche erkennt.

Auch andersartige Reizwirkungen sind nach den Untersuchungen Baglionis (5) imstande, die oben erwähnten umfangreichen Fangbewegungen auszulösen. Wird z. B. ein *Octopus* durch Ausbrennen beider Augen seines Gesichtssinnes beraubt und dann so lange gewartet, bis alle darauffolgenden, durch das Trauma bewirkten störenden Reizerscheinungen, während deren Bestehen jede wie immer geartete künstliche Reizung der Haut fast ausnahmslos Retraktion der gereizten Hautstelle, mitunter sogar Fluchtbewegungen zur Folge hat, abgelaufen sind, so ist man imstande, durch Anbringen von zweierlei Arten peripherer Reize die genannten Reflexakte hervorzurufen.

1) Mechanische Reize. Es können wiederum zwei Fälle mechanischer (Druck-) Reizung in dieser Hinsicht unterschieden werden, die die genannten Reflexakte herbeizuführen vermögen, nämlich je nachdem die Reizquelle a) direkt eine Hautstelle trifft, oder b) indirekt durch Vermittelung des umgebenden Wassers auf dieselbe einwirkt.

a) Im ersteren Falle wurde namentlich die Haut der Tentakel an ihrer Bauchseite, wo diese mit Saugnäpfen besetzt sind, lokal gereizt. Die Reizung erfolgte durch sanfte Berührung (Druckwirkung) mit verschiedenartigen Gegenständen und wurde gewöhnlich an Tieren vorgenommen, die in den letzten 12 Stunden nicht gefressen hatten und sonst keinerlei Störungen in ihrem Befinden zeigten.

Die erste Reflexbewegung ist dann meist auf die gereizte Region beschränkt. Ist der berührende Gegenstand von einer gewissen Festigkeit, so wird er sofort von den unmittelbar angrenzenden Saugnäpfen ergriffen, die sich dabei nach der Seite des Reizes erstrecken und rasch zukneifen. Zugleich färbt sich auch die betreffende Hautgegend intensiver. So reagiert der *Octopus* auf Berührung mit Beinen oder Panzerteilen von Krebsen, sowie mit Stücken von Fischen, Glasrohr usw. Ein Wattebäuschchen wird dagegen nicht ergriffen.

Die weiteren Reflexbewegungen, die sich auf entferntere Muskelpartien erstrecken, hängen wesentlich von der Art der Reizung ab. Vollführt nämlich der berührende Gegenstand keine weitere Eigenbewegung, so zeigt der *Octopus* kaum mehr irgendwelche Reaktion. Bewegt sich aber der ergriffene Gegenstand, namentlich als ob er sich von den Saugnäpfen losreißen wollte, so entstehen sofort die bei normalen Tieren oben beschriebenen umfangreichen, raschen und heftigen Fangbewegungen zunächst des gereizten, sodann der übrigen Arme, durch welche sie des Gegenstandes sich bemächtigen und ihn zum Schnabel hinführen.

Auf diese Weise gelingt es dem blinden *Octopus*, der lebenden Krebse Herr zu werden, die mit seinen Tentakeln in Berührung kommen. Er ergreift aber dadurch nicht bloß lebende Krabben und führt sie rasch und gewaltsam zum Maul, sondern auch jedes sich, wenn auch passiv, bewegende feste Objekt passender Dimensionen. Zieht man z. B. den Faden, an denen ein leerer Krebspanzer oder ein Stück Glasrohr gebunden ist, das nach Berührung mit einem Tentakel von dessen Saugnäpfen zunächst ergriffen wurde, so folgt sofort das heftige Zusammenschlagen und Ziehen der Arme, die den Gegenstand festzuhalten und zum Schnabel zu bringen trachten. Je stärker man den Faden wegzieht, desto stärker ist die Kraft, mit der der *Octopus* sich des Objektes zu bemächtigen sucht. Ist das Tier einmal des Gegenstandes Herr geworden, so führt es genau dieselben oben erwähnten (p. 216) tastenden Bewegungen der Arme zur näheren Untersuchung des Gegenstandes aus. Auch scheint es manchmal, als ob das Tier den Gegenstand anzubeißen sucht. Bald darauf wird jedoch das ungenießbare Objekt mittels geeigneter Armbewegungen zurückgestoßen oder sonst vom Trichter durch den ausgeatmeten Wasserstrom fortgeschafft.

Bei sofortiger Wiederholung desselben Versuches reagiert das Tier anders. Nachdem es nämlich das Rohr ergriffen hat, läßt es dasselbe meist sofort fallen, ohne seine weiteren Eigenschaften mit den Tentakeln und dem Schnabel zu prüfen. Am folgenden Tage reagiert es jedoch auf die gleiche Reizung mit sämtlichen beschriebenen Reflexakten.

Durch genauere Beobachtung der dabei auftretenden Bewegungen der Saugnäpfe kann man die zweckmäßige Koordination derselben leicht feststellen. Diejenigen Saugnäpfe, die den Gegenstand zuerst ergriffen haben, sind auch die ersten, die ihn loslassen, indem sie ihn den benachbarten überliefern usw. Dadurch wird der Gegenstand schnell und geschickt von der Peripherie zum Zentrum, d. h. zum Schnabel hingeführt oder umgekehrt, vom Schnabel zur Peripherie fortgeschafft, wenn er als unbrauchbar befunden wurde. Im letzteren Falle streckt sich unter Umständen der betreffende Arm, nachdem der Gegenstand an sein Ende gelangt ist, um ihn weit vom Körper entfernt niederzulegen. Mitunter bewegt sich sogar das Tier selbst dabei, um den Gegenstand noch weiter fortzubringen. Dies tat der *Octopus*, der die beiderseitige Blendung am längsten (45 Tage) überlebte, regelmäßig mit den unbrauchbaren Resten (leeren Krabbenpanzern, Fischgräten) seiner Mahlzeiten, und zwar häufte er dieselben immer auf demselben Ort seines Bassins an, in einem Abstande von etwa 1 m von seiner Wohnungsecke. Auch seine Faeces, die aus dem Trichter ausgestoßen werden, wurden an demselben Platz mit den übrigen Resten vermischt vorgefunden. Auf diese Weise sorgte das Tier für die Sauberkeit seines Aufenthaltsortes.

b) Der blinde *Octopus* vermag ferner auch auf mechanische (Druck-)Reize zu reagieren, die auf ihn von der Ferne, d. h. mittelbar durch das Wasser einwirken. Die Reflexe, die dadurch ausgelöst werden, sind in zwei Gruppen zu trennen.

α) Wird einer der obigen Gegenstände, an einem Faden gehalten, an eine Hautstelle der Tentakel langsam nahegebracht, ohne jedoch die Haut zu berühren, so sieht man, daß das Tier offenbar infolge der schwachen dadurch erzeugten Wasserwellen die Annäherung des

Objektes wahrnimmt, indem es darauf zunächst mittels zweier Reflexakte an der dem Reizort entsprechenden Hautgegend reagiert, nämlich mit Farbenwechsel und mit Bewegungen der Saugnäpfe, welch letztere sich nach der Richtung des Reizes ausstrecken und mitunter zukneifen. Wird hierauf der Gegenstand rasch aus der Nähe des Tieres entfernt, so beobachtet man nicht selten, daß das Tier nach der Richtung des fliehenden Gegenstandes schnell seine Arme ausstreckt, um ihn zu ergreifen, was ihm manchmal auch gelingt. Daran änderte der Umstand beinahe nichts, daß das vom Tier bewohnte Bassin von andersartigen, zur Durchlüftung dienenden gleichförmigen Wasserströmen bewegt war. Das Tier ist also imstande, neu hinzutretende, vom sich nähernden, bezw. rasch entfernenden Objekt hervorgerufene Wasserwellen von den letzteren zu unterscheiden.

Auf diese Weise könnte die Beobachtung erklärt werden, daß lebende Krabben, die abends in das von dem blinden *Octopus* bewohnte Bassin gesetzt wurden, am folgenden Morgen zum Teil oder sämtlich gefressen waren. Die Krebse konnten nachts durch eigene Bewegungen dem *Octopus* nahegekommen sein und ihn dadurch zu den Fangbewegungen veranlaßt haben. Doch gibt es, wie wir unten sehen werden, noch eine andere Erklärungsmöglichkeit für diese Beobachtung.

β) Die zweite Art reflektorischer Bewegungen, die ebenfalls durch mittelbare Druckreize ausgelöst werden, gehört nicht mehr in die Reihe der zum Beutefang dienenden Reflexakte. Die sie auslösende Reizart unterscheidet sich auch von der obigen, indem es sich hier um umfangreiche, wenn auch geringfügige Wasserwellen handelt, die das ganze Tier treffen.

Die geringsten Erschütterungen der Umgebung werden nämlich von den blinden Kraken deutlich empfunden, da sie stets mit Hautfärbung, oft aber auch mit plötzlichem momentanen Zusammenfahren des Gesamtkörpers und der Tentakel darauf reagieren. Hierzu genügte schon, daß man auf den Fußboden des Zimmers ganz leicht auftrat oder auf einen, etwa 2 m von dem massiven Bassin entfernten Tisch mit der Faust fast geräuschlos aufschlug. Das gleiche erzeugte jede dem Wasser irgendwie erteilte auch schwache Bewegung, sei es in Form gleicher rhythmisch sich wiederholender Wellen (unter Anwendung von Wasserpfeifen), sei es in Form einzelner nicht in gleichmäßiger Rhythmik aufeinander folgender Wellen.

Völlig wirkungslos war jedes, auch starke Geräusch oder ein musikalischer Ton, den man in der Luft erzeugte. Offenbar vermochten die dadurch entstehenden Luftwellen dem Wasser keine wirksame Wellenbewegung zu erteilen, weil sie von der Oberfläche des Wassers sowie den Glaswänden des Bassins abprallten, ohne dieselben in Schwingungen versetzen zu können.

2) Chemische Reize. Der blinde *Octopus* vermag ferner fernstehende Nahrung durch einen verhältnismäßig feinen Geruchsinn zu wittern und einzuholen.

Wird z. B. unter möglichster Vermeidung jeder anderweitigen Reizquelle (namentlich sind hier mechanische Reize, also Wasserwellen nach dem Obigen tunlichst auszuschließen) ein toter Fisch (*Trachurus*, Sardine) auf den Boden des vom blinden Krake bewohnten Bassins gelegt, und zwar in einem Abstand von wenigen Zentimetern bis zu $1^1/_2$ m vom Tiere entfernt, so zeigt dieses zunächst keine Aenderung in

seinem Verhalten, indem es weiter ruhig atmend und blaß gefärbt dasitzt. Nach einem Zeitraum, der wenige Bruchteile einer Minute bis etwa 2 oder, unter gewissen Umständen, auch mehrere Minuten dauern kann, beginnt das Tier Zeichen von Erregung darzubieten, die zunächst in Vertiefung und Beschleunigung der Atemzüge und Hautverfärbung bestehen. Bald werden die Arme nach allen Richtungen herumtastend im Wasser ausgestreckt. Wenn der Fischkörper sich ziemlich nahe befindet und von dem Ende eines Armes eben berührt wird, so wird er sofort von demselben Tentakel (dem oft auch die übrigen zu Hilfe kommen) ergriffen und geschickt zum Schnabel gebracht, worauf sich das Tier beruhigt und die Beute friedlich aufzufressen beginnt. Falls aber der Fischkörper so weit von ihm absteht, daß die Tentakel ihn nicht ohne weiteres erreichen können, dann beginnt der *Octopus* sich fortzubewegen, indem er seinen Platz verläßt und nach der Richtung des Fisches langsam weiterkriecht. Dabei werden die Tentakel nach allen Richtungen im Wasser ausgestreckt und tastend bewegt, bis schließlich einer derselben den Fisch berührt. Dieser wird alsdann rasch ergriffen. Mit der Beute unter seinen Armen zieht sich der Krake dann zu seinem gewohnten Platz zurück, wo er die Beute auffrißt. Nach beendeter Mahlzeit bewegt er sich wiederum, um die sauber abpräparierten Gräten, wie oben erwähnt, weit von seinem Wohnsitz fortzuschaffen.

Wenn man den Fischkörper zwischen andere feste Gegenstände (z. B. leere Crustaceenpanzer) auf den Boden des Behälters fallen läßt, so nähert sich der blinde *Octopus* gleichfalls, von den Riechstoffen des Fisches angezogen, mit seinen zur Auffindung des Fleisches weit ausgestreckten und herumtastenden Tentakeln. Hierdurch kommen die Tentakelenden oft zunächst mit den leeren Panzern oder den sonstigen Objekten in Berührung, die jedoch sofort ohne weiteres losgelassen werden. Die herumsuchenden Bewegungen der Arme werden nicht eher unterbrochen, bis diese den Fisch berührt und ergriffen haben.

Für alle obigen koordinierten und komplizierten Reflexbewegungen gibt es ferner innere und äußere Bedingungen, die das Zustandekommen derselben sowohl im negativen wie im positiven Sinne zu beeinflussen vermögen, es gibt also auch hier Hemmungs- wie Bahnungseffekte.

Die Folgen jedes Traumas sowie andersartiger zusammenwirkender Reize (namentlich Gesichtsreize bei normalen Tieren) lassen alle spezifischen Reize, die die Fangbewegungen veranlassen, wirkungslos bleiben. Das Tier muß sich hierzu in völlig gutem allgemeinen Zustand befinden, und sein Nervensystem darf nicht von gleichzeitig (oder kurz vorher) einwirkenden störenden Reizungen in Anspruch genommen sein. Dies ist der Grund, warum die Tiere während der ersten Tage der Gefangenschaft oder nach operativen Eingriffen für derartige Versuche nicht geeignet sind. Die günstigsten Bedingungen für das Auftreten der komplizierten Fangbewegungen bietet auch hier der Hungerzustand.

Demnach laufen die erwähnten verschiedenartigen, durch Einwirkung der spezifischen peripheren Reize erzeugten Reflexakte nicht immer prompt und sicher, etwa maschinenmäßig ab, wenn die erste äußere Bedingung ihrer Auslösung, d. i. die Anbringung der adäquaten Reize verwirklicht ist. Ihr Zustandekommen wird vielmehr durch verschiedene

äußere und innere Einflüsse bedingt, welche sie zu hemmen oder zu fördern vermögen. Zu gleicher Zeit einsetzende, aber verschiedenartige Reizwirkungen interferieren miteinander und führen zu anderen Reaktionen, als wenn jede allein eingewirkt hätte. Auch in den Zentren noch bestehende Nachwirkungen vorausgegangener Erregungen machen sich dabei geltend. In dieser Hinsicht scheinen alle äußeren Reizwirkungen, die momentan direkt schädlich für das Individuum sind oder erscheinen können, wie Traumen, neue ungewohnte Lebensbedingungen, Gefangenschaft, Sehen des Experimentators usw., ausnahmslos die Oberhand zu erlangen, indem sie Abwehrbewegungen auslösen und andersartige Reflexe hemmen und unterdrücken.

Daß andererseits auch innere Zustände beim Zustandekommen gewisser Reflexakte eine wesentliche Rolle spielen können, wird am besten durch den Reflexkomplex des Beutefanges auf spezifische Geruch- oder Tastreize hin nachgewiesen, welcher erst dann auftritt, wenn der *Octopus* hungrig ist. Diesbezüglich walten also auch hier zwischen Reizbeantwortung und Hungerzustand dieselben Verhältnisse ob, wie bei den in früheren Kapiteln besprochenen niederen Tierformen [vgl. namentlich die Versuchsergebnisse JENNINGS' (p. 44) an den Aktinien und diejenigen YERKES' an der Meduse *Gonionema* (p. 75)].

Die Gesamtheit der durch diese sekundären äußeren wie inneren Einflüsse herbeigeführten Bedingungen der Zentrenfunktion kann man als „Stimmung" bezeichnen.

b) Zur Analyse der nervösen Funktionen ausgeführte Abtrennungs- und Reizungsversuche an verschiedenen Bestandteilen des Nervensystems.

Durch die Beobachtung, daß vom Körper völlig abgetrennte Cephalopodenarme eine Zeitlang noch typische zweckmäßige Reflexbewegungen mit den Muskeln und den Saugnäpfen auszuführen vermögen, wurde G. COLASANTI (18) dazu veranlaßt, diese Organe anatomisch und physiologisch zu untersuchen. So gelangte er zu der Erkenntnis, daß der Nervenstrang der Armachse aus Nervenfasern und Nervenzellen besteht, somit die Bedeutung eines wahren Reflexorganes besitzt, welches COLASANTI mit dem Rückenmark der Wirbeltiere vergleicht. „Wenn der Arm des Cephalopoden (schreibt er) nicht bloß einen zentralen Nerven, sondern ein wirkliches nervöses Zentralorgan besitzt, das die allergrößte Uebereinstimmung mit dem Rückenmark der Wirbeltiere zeigt, so braucht sich niemand darüber zu wundern, wenn ein solcher abgeschnittener Arm sich ebenso zweckmäßig benimmt, wie ein enthaupteter Frosch oder ein abgeschnittener Aalschwanz. Auch wird die Tatsache verständlich, wie ein solcher Arm sich loslösen, und mit einer Patrontasche von Samen versehen, als Hectocotylus selbständig auf die Freite gehen kann."

Der Cephalopodenarm wäre sogar erheblich widerstandsfähiger, also zu längerem Ueberleben befähigt als die genannten Rückenmarkstiere.

Faradische Reizung des freipräparierten zentralen Stumpfes des nervösen Stranges bewirkte stets verschiedenartige Bewegungskomplexe in den drei Muskelgebieten: des Armes selbst, der Saugnäpfe und der Chromatophoren.

Colasanti untersuchte ferner die Bedingungen, welche die Tätigkeit der Saugnäpfe bestimmen. Er fand, daß der Saugnapf auch dann seine eigentümlichen Bewegungen ausführt, wenn er, anstatt mit einem breiten festen Körper (an dem er sich ansaugen kann), mit einer feinen Nadelspitze berührt wird. Ja dieselben Saugbewegungen treten auch dann auf, wenn die nervöse Achse völlig herausgeschnitten wurde, sowie an einzelnen abgetrennten Saugnäpfen. Auch diese saugen sich an, wenn auch mit sehr verminderter Kraft. Da man damals noch nicht wußte (wie neuerdings von Guérin [vgl. 6] anatomisch festgestellt worden), daß es ein besonderes Nervensystem der Saugnäpfe gibt, so wurde diese Erscheinung von Colasanti einfach nach der damals herrschenden myogenen Theorie Engelmanns erklärt.

Die Abhandlung L. Fredericqs (22) enthält zahlreiche Angaben über die Funktionen der verschiedenen Nervengebiete von *Octopus vulgaris*.

Hier seien zunächst die folgenden erwähnt.

Atmungsinnervation. Die Zentren sind in den Ganglien der subösophagealen Masse zu suchen, denn die Enthauptung sistiert die Atembewegungen sofort, während die Abtragung der supraösophagealen Ganglien sie nicht ändert. Durchschneidung des einen Mantelnerven hebt sowohl die Empfindlichkeit wie die Beweglichkeit der zugehörigen Mantelhälften vollkommen auf. Durchschneidung beider Mantelnerven sistiert sämtliche Atembewegungen des Mantels und ist unbedingt tödlich, da die Stellarganglien (Mantelganglien) nicht Zentren der Atembewegungen sind.

Reizung des peripheren Stumpfes des Mantelnerven (bezw. des Mantelganglions) bewirkt eine heftige Zusammenziehung, d. h. eine Inspirationsbewegung der entsprechenden Mantelhälfte. Reizung des zentralen Stumpfes hat Schmerzerscheinungen zur Folge.

Durchschneidung beider Mantelnerven lähmt zwar den Mantel, hebt hingegen die übrigen Atembewegungen nicht auf; der Trichter und die ventilartigen Anhänge setzen dann ihre rhythmischen Bewegungen noch einige Zeit fort.

Fredericq fand ferner, daß Reizung des zentralen Visceralnerven immer eine Reihe Atembewegungen reflektorisch auslöst.

Der die Atmung vermittelnde Reflexbogen ist somit intakt: der Visceralnerv stellt den afferenten Weg dar, die Reflexzentren sind in der subösophagealen Ganglienmasse enthalten, während dem Mantelnerven die Rolle der efferenten Bahn zukommt.

Der Versuch einer eingehenderen Analyse zur Feststellung der einzelnen afferenten Nervenbahnen, die im Visceralnerven vom Herzen, von den Kiemen usw. ausgehen und gerade für den Atemrhythmus die wesentlichste Bedeutung besitzen, führte zu keinem sicheren Ergebnisse.

Auch künstliche Reizung anderer afferenter Nervenbahnen, wie z. B. derjenigen der Haut, des Kopfes, der Arme etc., kann übrigens reflektorische Atembewegungen auslösen, doch ist ihre Wirkung keine dauernde.

Unterbrechung des Blutkreislaufes bewirkt keine Beschleunigung des Atemrhythmus (Dyspnoë), sondern Verlangsamung desselben.

Allgemeinerregung des Tieres hat dagegen Beschleunigung des Atemrhythmus für eine gewisse Zeit zur Folge.

Nervenzentren für besondere Reflexe und psychi-

sche Tätigkeit. Die subösophageale Ganglienmasse enthält also die Atemzentren, die Chromatophorenzentren (vgl. unten), sowie schließlich die Reflexzentren für die verschiedenen Mantelbewegungen des Körpers. Die supraösophageale Ganglienmasse ist dagegen nach FREDERICQ der Sitz der psychischen Vorgänge und wäre den Gehirnhemisphären der Wirbeltiere gleichzustellen. Der ihrer supraösophagealen Ganglien beraubte *Octopus* verhält sich wie eine Taube, der die Hirnhemisphären abgetragen wurden. Er ist noch zu allen automatischen oder reflektorischen Vorgängen befähigt: dagegen hat er die spontanen oder Willensbewegungen eingebüßt, ebenso wie es P. BERT (7) auch für *Sepia* hervorgehoben hatte.

FREDERICQ bestätigte an *Octopus* ferner die Angaben COLASANTIS bezüglich der zweckmäßigen Reflexe abgetrennter Arme.

Beiderseitige Abtragung des Dorsalganglions an *Sepia* und *Octopus* bewirkt nach STEINER (59) keine Ausfallserscheinung in der Bewegungssphäre dieser Tiere, die dann auch nicht die Fähigkeit verloren haben, zu sehen und Gesichtseindrücke zweckmäßig zu verwerten. Geht man z. B. auf das Auge des ruhig dasitzenden Tieres vorsichtig mit einem Stabe los, auch von außerhalb des Bassins, so daß zwischen Auge und Stab die trennende Glaswand des Behälters steht, so schließt es die Augenlider und weicht zurück.

Nach Entfernung des Dorsalganglions nimmt jedoch der *Octopus* spontan keine Nahrung mehr auf; er rührt selbst Krebse nicht mehr an, auch wenn sie innerhalb der Saugnäpfe rettungslos seiner Macht amheimgegeben sind. Ebenso hält er den ihm einmal angewiesenen Platz fest und nimmt, wie es scheint, willkürlich keine Ortsveränderung vor.

Einseitige Abtragung des Dorsalganglions hat ebenfalls keine Störung in den Bewegungen zur Folge.

Einseitige Abtragung der hinteren subösophagealen Ganglienmasse bewirkt baldige Atemlähmung und Tod, was mit der morphologischen Angabe übereinstimmt, daß die hintere Partie der Unterschlundmasse als Visceralganglion zu deuten ist, in das man dementsprechend das Atemzentrum zu verlegen hat (vgl. unten). Werden die vorderen Massen einseitig abgetragen, z. B. rechts, so bewegt sich der *Octopus* kriechend rechts im Kreise um die gelähmten Arme herum. Wird die eigentliche Pedalganglienmasse, also der mittlere Teil der subösophagealen Ganglien einseitig durchschnitten, so kreist das Tier auch jetzt um die verletzte Seite. Die Fangarme haben also in dem mittleren Ganglion ihre Wurzeln, und ihre Nerven treten durch das am meisten nach vorn gelegene Brachialganglion nur hindurch.

Aus seinen Versuchen folgert STEINER, daß bei den Mollusken im Dorsalganglion kein allgemeines Bewegungszentrum vorhanden ist. Vielmehr ist das Pedalganglion das einzige Bewegungsganglion des ganzen Körpers, und seine Wirkung ist ungekreuzt.

Es besteht ein Unterschied zwischen dem Dorsalganglion von *Pterotrachaea* und dem des *Octopus*, insofern in jenem die Sinnesnerven (Auge, Ohr) entspringen, in diesem die Wurzeln der Sinnesnerven fehlen.

VON UEXKÜLL stellte eine Reihe von Untersuchungen über das Nervensystem von *Eledone moschata* (62—65) an, meist unter Anwendung der üblichen Abtragungs- und Reizungsmethoden auf die

verschiedenen Teile des Nervensystems. Die Ergebnisse seiner ersten, an dem von ihm zuerst beschriebenen Mantelnervenmuskelpräparat angestellten Versuchsreihe sollen unten zusammen mit den übrigen an diesem Präparat angestellten Untersuchungen besprochen werden.

Zwei eigentümliche antagonistische Atemreflexe beschreibt v. Uexküll (62) an *Eledone moschata.* Wird die Kiemenhöhle, nach Durchschneidung des oberen Schlundganglions, geöffnet, so sieht man die Atembewegungen noch eine Zeitlang regelmäßig fortfahren, bis sie nach einiger Zeit erlahmen und aufhören. Es genügt ein leiser Druck mit der Pinzette an irgendeinem Teil der Kieme, um ein kräftiges Auseinanderfahren des Mantelrandes und Einatmung, wenigstens auf derselben Seite, hervorzurufen. Der leiseste Zug an der Haut des Mantelrandes oder der seitlichen Trichterhaut löst dagegen sofortige Zusammenziehung des Mantelrandes und Ausatmung aus, wenigstens auf derselben Seite. Diese Reflexe sind so konstant und anhaltend, daß man sie wohl als der Regulierung der Atembewegungen dienend ansehen darf. Unter normalen Zuständen würden sie nach v. Uexküll folgenderweise zustande kommen. Bei Beginn der Ausatmung steigt, während das Wasser aus dem Trichter hinausgeschleudert wird, der Druck im Mantelraum beträchtlich, was, auf die Kiemen wirkend, die folgenden Einatmungsbewegungen reflektorisch veranlaßt. Bei der Einatmung wird die Haut ringsum am Mantelrande und an den Seiten des Trichters stark gedehnt, was wiederum Ausatmung reflektorisch herbeiführt. Es würde also auch hier eine Art reflektorischer Selbststeuerung der Atembewegungen bestehen, wie bei den Wirbeltieren.

Ein anderer durch äußere Reize ausgelöster Atemreflex wird ferner von v. Uexküll in seiner dritten Mitteilung (64) angegeben. Wird ein Tier in ein Gefäß mit Seewasser gesetzt, in dem viele feste Teilchen suspendiert sind, „dann werden in gewissen Pausen einzelne Einatmungsbewegungen derart übertrieben, daß die Kiemen frei aus dem Mantel hervortreten und im Wasser flottieren. Offenbar dient diese Fähigkeit normalerweise dazu, die Kiemen möglichst rasch von der Tinte zu reinigen“.

Sehr wahrscheinlich handelt es sich hier um einen Ausatmungsreflex, der dem an den Fischen als „Hustenreflex“ oder „Ausspeireflex“ neuerdings beschriebenen ähnlich ist und zur Fortschaffung in die Kiemenhöhle gelangter Fremdkörper dient.

Nach Colasanti hat auch v. Uexküll (63) die Reflexe abgeschnittener Arme von *Octopus* untersucht. Er fand, daß im Dorsalteile des Achsenstranges zwei motorische Nerven laufen, welche, von den höheren Kopfganglien stammend, die Chromatophoren innervieren.

Die reflektorischen Zentren der Saugnapfbewegungen liegen dagegen in den Ganglienzellen des Achsenstranges selbst. Die bezüglichen afferenten Bahnen laufen von der Haut der Arme zu den Ganglienanhäufungen des Achsenstranges. Die Saugnäpfe können jedoch außerdem sowohl von aufsteigenden, wie von absteigenden Nervenimpulsen in dem Achsenstrange beeinflußt werden, wie der folgende Versuch zeigt. Wird eine ca. 5 cm lange Strecke des Achsenstranges freigelegt und in der Mitte in Verbindung mit einem von allen Seiten befreiten Saugnapf gelassen, und dann einmal zentral und dann peripher vom Saugnapf der Achsenstrang gereizt, so neigt

sich der Saugnapf mit größerer oder geringerer Sicherheit nach der gereizten Stelle hin.

Durch Abtragung bezw. künstliche Reizung der verschiedenen Teile der Kopfganglien von *Eledone moschata* suchte v. UEXKÜLL (65) den zentralen Sitz der verschiedenen Reflexakte festzustellen.

Bezüglich der Atem- und Schwimmbewegungen fand er, daß nach Abtragung der gesamten Oberschlundmasse inklusive der Kommissurenstiele bei elektrischer Reizung des Visceralganglions an verschiedenen Stellen verschiedenartige Bewegungen, darunter aber auch normale Atembewegungen des Mantels, und zwar lokal getrennt für Einatmung und Ausatmung, entweder des ganzen Mantels oder nur der der gereizten Ganglienhälfte entsprechenden Mantelhälfte erhalten werden. Das die Ausatmung auslösende Zentrum liegt mehr nach oben und nach hinten zu, während das der Einatmung weiter nach vorn und unten liegt.

Der Beweis, daß es tatsächlich nervöse Zentren im Visceralganglion gibt, die der Atmung vorstehen, und nicht etwa Atmungsnerven, die dasselbe passieren, wird durch folgende Versuchsergebnisse geliefert.

Es gelingt, die Atmung normal zu erhalten, wenn man nach tiefer Durchschneidung der hinteren Kommissuren das Tier in frisches Seewasser bringt. Die Mantelatmung bleibt sogar bestehen, wenn man das Pedalganglion durchschneidet, wodurch der Trichter gelähmt wird, und schließlich atmet noch eine Mantelhälfte weiter, wenn nur die zu ihr gehörige Hälfte des Visceralganglions allein noch erhalten ist.

Es folgt daraus, daß in jeder Hälfte des Visceralganglions sich ein kleiner automatisch arbeitender Mechanismus befinden muß, der selbst dann noch in Tätigkeit bleibt, wenn nach Durchschneidung der Visceralnerven der äußere Anstoß wenigstens für die eine Bewegung (vgl. oben) ausbleibt.

In den Ganglien der Oberschlundmasse fand v. UEXKÜLL zwei Stellen, deren künstliche Reizung die beiden Atemphasen gesondert zu erregen vermag. In der vorderen oberen Partie des letzten Zentralganglions liegt die Region für die Einatmungsphase. Nach Reizung dieser Stelle erweitert sich der Mantel in ganz normaler Weise und bleibt auch nach Reizung in fast kugeliger Gestalt („Ballonform“) stehen.

Tiefer, und zwar im hintersten vorspringenden Teile des dritten Zentralganglions liegt eine Stelle, bei deren elektrischer Reizung der Mantel „Gurkenform“ mit spitzem Hinterende annimmt, wie sie der extremsten Ausatmung entspricht.

Am Boden des zweiten und dritten Zentralganglions befinden sich nach v. UEXKÜLL Zentren für die S c h w i m m b e w e g u n g e n, da die künstliche Reizung der genannten Stellen Beschleunigung und Verstärkung der Atembewegungen, die dem Tier zum Schwimmen dienen, herbeiführt.

Zu den genannten Zentren laufen Erregungen von den Augen, sowie von höheren Cerebralganglien hin. Mechanische (Durchschneidung) sowie elektrische Reizung des Sehganglions ruft Bewegungen des ganzen Mantels hervor (KLEMENSIEWICZ, 48). Da diese bestehen bleiben, auch nachdem die hintere Kommissur derselben Seite u n t e r h a l b des Tractus durchschnitten ist, dagegen aus-

fallen, wenn diese Kommissur sorgfältig oberhalb des Tractuseintritts entfernt ist, so beweist das in Uebereinstimmung mit dem histologischen Befund, daß die Fasern des Tractus mit den Ganglien der Supraösophagealpartie in Kommunikation stehen und die Erregung, die durch das Auge dem Sehganglion übermittelt wird, erst das dritte Zentralganglion passieren muß und nicht direkt vom Visceralganglion aus Reflexbewegungen hervorrufen kann.

Die Zentralganglien, mit denen die genannten Zentren noch in Verbindung stehen, zeigen weder bei Durchschneidung noch bei elektrischer Reizung motorische Reaktionen (Klemensiewicz). Entfernung derselben erzeugt dagegen einen ungewöhnlichen Grad von Aufregung, indem alle Reflexe gesteigert erscheinen. Daraus folgert v. Uexküll, daß in den Cerebralganglien Hemmungszentren gelegen sind.

Was die zentrale Innervation der Armmuskeln anbelangt, so fand v. Uexküll, daß elektrische Reizung der Brachialganglien, der vorderen Kommissuren, der Pedalganglien, der hinteren Kommissuren bis zu den Zentralganglien Bewegungen der Arme hervorruft. Nach frontaler Durchschneidung der Supraösophagealportion zwischen den vorderen und den hinteren Kommissuren erhält man bei Reizung der vorderen Teile heftiges Anfassen der dem Mund benachbarten Saugnäpfe verbunden mit Kaubewegungen. Von den beiden hinteren Zentralganglien erhält man alle möglichen Armbewegungen, doch überwiegt das Loslassen der Saugnäpfe und Zurückziehen der Arme. In den Stielen der hinteren Kommissuren sind diese letzteren Bewegungen mit Schwimmbewegungen koordiniert. Demnach wird eine Scheidung nach Funktionen innerhalb der Zentralganglien existieren, in der Art, daß das erste Zentralganglion dem gesamten komplizierten Freßakt vorsteht, während das zweite und dritte Zentralganglion alle übrigen Funktionen der Arme, wie Schreiten, Steuern, Tasten, dirigieren.

Kau- und Schluckbewegungen haben ihren zentralen Sitz in einem Doppelganglion, das nahe dem Hintergrunde der Bucca von außen ansitzt und von v. Uexküll Bucco-Intestinalganglion (von anderen Unterpharynxganglion) genannt wird. Wird einem frisch getöteten Tier die ganze Bucca herausgeschnitten, so sieht man dieselbe noch vollkommen koordinierte Kaubewegungen machen. Kneifen mit der Pinzette oder kurze elektrische Reizung der Muskulatur an beliebiger Stelle ruft stets dieselbe vollkommen koordinierte Bewegung hervor, bei der Luftblasen in den Oesophagus eintreten.

Zu diesem Ganglion, welches die erwähnten Reflexakte vermittelt, gehen zwei Paar Nerven. Erstens die Nerven des Buccalganglions des Schlundringes und zweitens ein Nervenpaar, das einem eigenen System angehört. Diese treten paarig nahe der Medianlinie des Ganglions an der Bucca aus, verästeln sich dann auf dem Oesophagus, ziehen mit ihm durch das Gehirn hindurch, ohne jedoch mit demselben in Beziehung zu treten, und vereinigen sich schließlich mit dem Magenganglion, von welch letzterem aus man Bewegung des Rectums erzielen kann. Die Reizung des Intestinalnerven ruft gleichfalls Bewegungen der Bucca hervor, die aber einen anderen Charakter tragen, als die oben beschriebenen Kau- und Schluckbewegungen; sie scheinen dem Speichelaustritt zu dienen.

Bezüglich der zentralen Innervation der Chromatophoren (vgl. unten) nimmt v. Uexküll an, daß alle Kolorationsnerven die hinteren Kommissuren passieren, und zwar in ihrer äußeren Wand verlaufen. Ganglienzellen, die der Verfärbung vorstehen, sollten im Stiele der hinteren Kommissuren und dem Boden der beiden letzten Zentralganglien liegen.

Nach Bestätigung des von Klemensiewicz beschriebenen Reflexes vom Ganglion pedunculi aus, dessen Reizung Hautfärbung, sonst keine weiteren Muskelbewegungen auslöst, fand v. Uexküll, daß Reizung des Sehganglions selbst mit stärkeren Induktionsströmen folgende Reaktionen hervorruft:

1) Verfärbung der ganzen Haut oder der entsprechenden Körperhälfte; 2) den Höckerreflex, bei dem die Haut des Mantels an bestimmten Stellen zu spitzen Erhebungen zusammenfließt; 3) Schwarzfärbung der beiden Augenflecke des Mantels; 4) Atem-, resp. Schwimmbewegungen.

Die Opticusfasern sind gemischter Natur, denn sie vermitteln neben ihrer unzweifelhaften Sehfunktion auch noch Bewegungen des Auges und die Färbung der Iris. Letzterer Reflex wird nicht im Sehganglion selbst ausgelöst, sondern auch er muß gleich den anderen Färbungsreflexen das Zentralganglion passieren. Dicht neben dem einzigen motorischen Nerven der Zentralganglien, den Bewegungsnerven für die Orbitamuskeln, liegt gleichfalls oralwärts und oberhalb des Pedunculus ein haardünnes Nervchen, das mit mit dem Pedunculus zum Sehganglion tritt. Dieser kleine Nerv gibt, gereizt, Braunfärbung der Iris.

Nach Magnus (50), der seine Untersuchungen an mehreren Octopoden unter Leitung v. Uexkülls anstellte, bewirkt Reizung hinter dem Ligament, das das Gehirn mit der Schädelkapsel verbindet, gelegentlich Drehung des Auges nach hinten, während Reizung vor den Erweiterungsnerven der Pupille Drehung nach vorn, Reizung der Oberfläche der Zentralganglien Aufwärtsbewegung des Bulbus zur Folge hat. Bei Reizung in der Nähe der hinteren Kommissuren wurden einmal Bewegungen des vorderen Augenabschnittes und entsprechende Linsenbewegungen beobachtet, die auf ein Akkommodationszentrum deuten würden.

Das Zentrum der Pupillenverengerung liegt in den Zentralganglien etwas hinter dem Kolorationszentrum, dasjenige der Pupillenerweiterung an der Unterseite des dritten Zentralganglions.

Die Pupillarreaktion ist ein Reflex, welcher nur durch optische Reize, gewöhnlich nur durch Verdunkelung und Belichtung ausgelöst wird. Gleichzeitig mit dem reflektorischen Lidschluß erfolgt Pupillenerweiterung als Mitbewegung. Künstliche Reizung des zentralen Opticusstumpfes kann sowohl reflektorische Erweiterung wie auch Verengerung herbeiführen.

Nach v. Uexküll befindet sich in der oberen Hälfte des dritten Zentralganglions ein Zentrum, das der Tätigkeit der Hautdrüsen vorsteht, da Reizung der genannten Stelle Sekretion von weißlichem Schleim, der nach Moschus riecht, zur Folge hat.

In der Mitte des Stieles der hinteren Kommissuren, etwas höher als die Eintrittsstelle des Pedunculus optici befindet sich ferner jederseits das Zentrum des Tintenwurfes, da Reizung der genannten

Stelle Tintenwurf zusammen mit Schwimmbewegungen und Hautfärbung herbeiführt.

c) Auf Grund elektiver Giftwirkung durchgeführte Differenzierung verschiedener Nervenzentren.

Von der wesentlich am Froschrückenmark (vgl. oben p. 20) gemachten Beobachtung ausgehend, daß Strychnin seine erregende Wirkung elektiv auf bestimmte Teile (in der hinteren oder Dorsalhälfte des Rückenmarks gelegene, sogenannte sensible Mechanismen) äußert, indem es tetanische Krämpfe erzeugt, während Karbolsäure und einige seiner Derivate in bestimmten Konzentrationsverhältnissen dagegen auf andere Teile (in der vorderen oder Ventralhälfte des Rückenmarks gelegene, sogenannte motorische Mechanismen) gleichfalls elektiv erregend einwirken, indem dadurch verschiedenartige Symptome (klonische Krämpfe) hervorgerufen werden, versuchte Baglioni (1) das Verhalten der verschiedenen Zentralteile von *Eledone moschata* gegen dieselben Gifte festzustellen. Dabei wurde gefunden, daß es auch hier durch die Anwendung dieser Mittel gelingt, zu einer ähnlichen, ja sogar wegen der günstigeren anatomischen Verhältnissen noch deutlicheren physiologischen Differenzierung zu gelangen.

Was die Wirkung von Strychnin auf das Nervensystem der Cephalopoden anbelangt, so hatte schon É. Yung (66) an *Octopus vulgaris*, *macropus*, *Eledone moschata*, *Sepia officinalis* und *Loligo vulgaris* gefunden, daß dieses Gift auch bei diesen Tieren wahre tetanische Krämpfe der Mantel- und Armmuskeln herbeiführt. Die Chromatophorenmuskeln werden dabei erschlafft (was Abblassen der Haut zur Folge hat), doch nicht dauernd.

In seinen Versuchen an *Eledone* fand Baglioni folgendes. Wird eine normale *Eledone* in einen Glaszylinder gebracht, welcher Meerwasser und etwas darin gelöstes Strychninum nitricum enthält, so zeigt sie sich zunächst vollkommen ruhig; erst nach einigen Minuten bemerkt man eine überaus starke Erregung des ganzen Tieres. Schon am Anfang der Beobachtung tritt die Entleerung des Tintensackes ein, was zunächst jede weitere Beobachtung erschwert. Nach 15 Minuten währendem Aufenthalt wird das Tier deshalb aus dem Gefäß herausgeholt und in reines frisches Meerwasser gebracht. Nun beobachtet man an ihm ganz deutlich die typischen Erscheinungen der Strychninvergiftung: äußerst starke Erhöhung der Reflexerregbarkeit; es genügt die allerschwächste Berührung der Haut oder selbst ein schwacher Stoß an den Tisch, das Glas, um langdauernde tetanische Anfälle der ganzen Körpermuskulatur hervorzurufen. Dabei streckt sich das Tier aus, der Rumpf wird hart und steif, die Tentakel erheben sich kranzförmig um den Kopf herum. Die Tetani, die auch spontan periodisch auftreten, dauern eine gewisse Zeit lang und lösen sich in kurze unterbrochene Zuckungen auf.

Das Strychnin äußert also hier dieselbe Wirkung wie bei den Wirbeltieren.

Schneidet man von einer solchen durch Strychnin vergifteten *Eledone* den Kopf unterhalb der Augen ab, d. h. trennt man die sämtlichen Zentren mit Ausnahme der Mantelganglien von der Mantel-

muskulatur ab, so beobachtet man, daß am Mantel die Tetani völlig verschwinden und nicht mehr zu erzielen sind.

Die Mantelganglien sind also nicht die Angriffsstellen der Strychninwirkung, was ferner durch folgende am isolierten Mantelnervenmuskelpräparat beobachtete Tatsache bewiesen wird.

Wird nämlich das Mantelganglion eines derartigen Präparates direkt mit einer 1-proz. Strychninlösung betupft, oder selbst das ganze Präparat in strychninhaltiges Seewasser eingelegt, so zeigen sich weder spontan auftretende Krämpfe noch überhaupt irgendwelche Veränderung in der Erregbarkeit des Ganglions.

Ganz anders äußert sich die Phenolwirkung. Wird eine normale *Eledone* in einen Glaszylinder gebracht, welcher phenol- oder resorcinhaltiges Seewasser enthält, so reagiert das Tier zunächst mit heftigen Abwehr- und Fluchtbewegungen, offenbar infolge der chemischen Hautreizung durch die ätzenden Stoffe. Nach einem gewissen darauffolgenden Ruhestadium, etwa $^1/_4$ Stunde später, beginnen jedoch die typischen klonischen Krämpfe der gesamten Körpermuskulatur, sowohl an den Armen wie am Rumpf, unter gleichzeitiger Entleerung des Tintensackes. Hierauf wird das Tier (nach etwa 20 Minuten währendem Aufenthalt) aus dem phenolhaltigen Gefäß herausgeholt und in frisches reines Seewasser gebracht. Hier dauern die charakteristischen Erregungserscheinungen noch während mehrerer (4—6) Stunden an: periodische kräftige Kontraktionen des Rumpfes (wobei der Rumpf die bekannte Gurkenform annimmt) und der Tentakeln, tiefrote Hautfärbung infolge des starken Kontraktionszustandes der Chromatophoren.

Das Phenol und einige Phenolderivate entfalten also auch hier dieselbe Wirkung, wie bei den Wirbeltieren.

Wird nun eine solche vergiftete und klonische Krämpfe zeigende *Eledone* gleichfalls geköpft, und ihr Rumpf, der also von den Nervenzentren nur noch die Mantelganglien enthält, in reines Seewasser gebracht, so sieht man, daß diesmal der Mantel die typischen klonischen Krämpfe spontan und in gleichem Maße, wie zuvor beim unversehrten Tiere, aufweist. Wird dann das Mantelganglion einerseits abgetragen, so tritt auf der entsprechenden Seite völlige Ruhe der Mantelhälfte ein, während die entgegengesetzte Seite in ihren klonischen Krämpfen fortfährt.

Daraus ergibt sich, daß die Mantelganglien Angriffsstellen der Phenolwirkung sind, was auch durch die am isolierten Mantelnervenpräparat angestellten Versuche bestätigt wird.

Betupft man nämlich das Ganglion eines solchen Präparates z. B. mit 2-proz. Phenollösung, so beobachtet man nach wenigen Minuten von den Muskelrändern des Präparates aus eine zunehmende Kontraktionswelle, die sich zu einer kräftigen allgemeinen Zusammenziehung der ganzen Mantelhälfte steigert. Nach 1—2 Sekunden löst sich die Kontraktion, um nach wenigen Sekunden wieder aufzutreten usw., in einer Zahl von etwa 4—6 Kontraktionen pro Minute. Dieser Zustand klonischer Krämpfe hält lange Zeit an, gewöhnlich so lange, als das Ganglion unter diesen Bedingungen überlebt (mitunter mehr als 2 Stunden).

Wird nun die Erregbarkeit des Mantelganglions dabei geprüft, indem der Mantelnerv elektrisch oder mechanisch (die mechanischen Reize, namentlich in Form von schwacher Dehnung der Nerven,

liefern noch deutlichere Resultate) gereizt wird, so erweist sich die Erregbarkeit des Ganglions stark gesteigert.

Wird andererseits das Ganglion exstirpiert, so folgt sofort andauernde Ruhe der Muskulatur.

Aus alledem ist der Schluß zu ziehen, daß das Mantelganglion der *Eledone* keine Zentralelemente enthält, welche durch Strychnin affizierbar sind, während es hingegen Mechanismen beherbergt, die von Phenol oder ähnlich wirkenden Phenolderivaten angegriffen werden. Es würde also wesentlich aus motorischen Zentralelementen bestehen, die mit den Elementen der Vorderhörner des Rückenmarkes der Wirbeltiere vergleichbar wären.

Daraus ergibt sich auch ein weiterer physiologischer Beweis für die Richtigkeit der Annahme, daß die Mantelnerven wohl interzentrale Bahnen, und nicht etwa periphere Nervenstämme, darstellen.

Die Lehre von der elektiven Wirkung des Strychnins bezw. der Karbolsäure auf verschiedene funktionelle Bestandteile (Mechanismen) des Nervensystems der Cephalopoden erfuhr durch die späteren Untersuchungen Fr. W. Fröhlichs (29) eine Bestätigung und Erweiterung. Seine Beobachtungen erstreckten sich auf das Verhalten des Mantels, der Arme und der Chromatophoren unter der Einwirkung des Strychnins und der Karbolsäure mit folgendem Ergebnis.

Wird eine *Eledone moschata* in Meerwasser gebracht, das Strychnin im Verhältnis 1:10000 enthält, so äußert sich der Beginn der Strychninwirkung in einer Steigerung der mechanischen Erregbarkeit. Auf jeden Reiz zuckt das Tier heftig zusammen. Dann kommt es zu krampfhaften Kontraktionen der Körpermuskulatur. Diese Krampfanfälle treten zuerst in rhythmischer Folge, offenbar synchron mit den Atemimpulsen auf, gehen aber nach kurzer Zeit in dauernde Krämpfe über. Die Arme, welche im gewöhnlichen Leben des Tieres mindestens bis zur Hälfte spiralig eingerollt sind, werden bei jedem Krampfanfall völlig ausgestreckt. Berühren die Arme mit den Saugnäpfen die Wand des Gefäßes, so werden im Anfall die Arme gleichfalls gestreckt, die Saugnäpfe saugen sich dabei so fest an die Wand, daß das Tier nur mit Mühe von der Wand des Gefäßes losgelöst werden kann.

Gleichzeitig mit dem Muskelkrampf erfolgt eine tetanische Innervation sämtlicher Chromatophoren, das Tier färbt sich während jedes Anfalles dunkel, um nach dem Vorübergehen des Anfalles wieder abzublassen, was auch schon von Phisalix (52) beobachtet worden war.

Wird der Kopf mit den Armen abgetrennt, dann hören die Strychninkrämpfe des Mantels und der Rumpfchromatophoren auf, bestehen aber in den Armen weiter. Erst nach Abtrennung der Arme vom Kopf schwinden die tetanischen Erregungen der Muskeln und der Chromatophoren der Arme. Es befinden sich also weder im Mantelganglion noch in den Nervensträngen der Arme zentrale Elemente, welche auf Strychnin reagieren.

Anders bei der Karbolsäurevergiftung.

Wird eine *Eledone* in Meerwasser gesetzt, das so geringe Mengen von Karbolsäure enthält, daß kaum der Geruch der Karbolsäure wahrzunehmen ist (1:5000), so zeigen sich bald klonische Krämpfe. Der Mantel, die Arme führen zuckende Bewegungen aus, die jedoch noch eine gewisse Koordination erkennen lassen. Gleichzeitig beginnt ein wundervolles Spielen der Chromatophoren. Bald hier, bald dort

schießen dunkle Flecken auf, um sogleich wieder zu verschwinden. Klonische Krämpfe der Chromatophoren, die denen der Körpermuskulatur vollkommen entsprechen.

Wird der Kopf samt den Armen abgeschnitten, dann bleiben die typischen Bewegungen des Mantelmuskels bestehen, besonders bei direkter Reizung des Mantels oder bei Reizung des Mantelnerven, die Chromatophorenkrämpfe sind jedoch verschwunden. Die noch mit dem Kopf in Verbindung stehenden Arme und ihre Chromatophoren zeigen noch die typischen Krämpfe, welche nach Abtrennung der Arme vom Kopfe in den Armen noch bestehen bleiben, während diejenigen der Chromatophoren diesmal dauernd aufgehoben sind.

Diese Ergebnisse beweisen, daß die Reflexzentren der Arm- und Mantelmuskulatur sowie auch der Chromatophoren Strychnin- und Karbolsäurezentralelemente besitzen. Die auf Strychnin reagierenden liegen ausnahmslos in den Kopfganglien, während die auf Karbolsäure reagierenden der Mantel- und Armmuskeln in den peripheren Ganglienhäufungen liegen, wogegen die der Chromatophoren ebenfalls in den Kopfganglien ihren Sitz haben.

Die Anordnung der motorischen Zellen (bemerkt ferner Fröhlich) der Armmuskulatur in Form der intramuskulären Ganglienzelleisten und der Anschwellungen des Achsenstranges garantiert eine weit unabhängigere Innervation der einzelnen Armabschnitte, als dies bei der Konzentration der motorischen Zellen des Mantels im Mantelganglion der Fall ist. Die Lage der motorischen Nervenzellen der Chromatophoren in der Gehirnganglienmasse bedingt eine geringe Variationsmöglichkeit in der Innervation der Chromatophoren des ganzen Körpers. In der Tat beobachtet man als häufigsten Chromatophorenreflex ein plötzliches Dunkelwerden des ganzen Tieres.

So treten die homologen nervösen Elemente in verschiedenen Anordnungen auf und werden dadurch verschiedenartigen Anforderungen gerecht. Je weiter die Trennung der einzelnen motorischen Zentren voneinander durchgeführt ist, um so größer ist die Unabhängigkeit der innervierten Gebiete voneinander und die Zahl der möglichen Innervationen. Die Möglichkeit einer Innervationsvariation der Chromatophoren des ganzen Körpers ist nicht wesentlich größer als die eines einzigen Saugnapfes.

d) Untersuchungen am Mantelnervenmuskelpräparat.

1. Eigenschaften der Mantel- bezw. Stellarnerven.

Die meisten an diesem Präparate angestellten Untersuchungen hatten den Zweck, die verschiedenen bisher namentlich am N. ischiadicus des klassischen Froschnervmuskelpräparates aufgestellten und behandelten Fragen, wie z. B. die elektrophysiologischen Erscheinungen, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung, die Ermüdung, an einem marklosen Nerven zu prüfen, wie der Mantelnerv es ist. Dabei ging man anfangs von der Voraussetzung aus, daß dieser Nerv einem wahren peripheren Nerven der Wirbeltiere gleichzustellen sei. Doch wurde bald erkannt, daß dies nicht zutrifft, da der Mantelnerv eine interzentrale Nervenbahn (Kommissur oder Konnektiv) ist, die die oberen Kopfganglien des Schlundringes mit dem Stellarganglion verbindet und als solche mit eigentümlichen funktionellen Eigenheiten begabt ist.

Herstellung des Präparates. Wie schon erwähnt (p. 224), wurde das Mantelnervmuskelpräparat von v. Uexküll (62) an *Eledone* zuerst hergestellt und beschrieben. Weitere methodische Angaben zur Herstellung der Mantelnerven- (bezw. Stellarnerven-)Präparate von Octopoden wurden neuerdings von R. Burian (17) mitgeteilt, dessen Mantelmuskelpräparat in der Fig. 29 wiedergegeben wird.

Die Präparation bietet keine großen technischen Schwierigkeiten. Hierzu öffnet man, nach Zerstörung der Kopfganglien, zunächst durch einen in der ventralen Mittellinie des Mantels geführten Schnitt, die Kiemenhöhle. Die Mantelnerven sind dann leicht zu finden, da sie in den beiderseitigen dünnen platten Muskelbalken liegen, welche den Mantel mit dem Körper verbinden. Auch das mit den Mantelnerven nach der Peripherie zu verbundene Stellarganglion und die von letzterem abgehenden Stellarnerven sind dann an der inneren Oberfläche der Mantelmuskulatur leicht zu erkennen. Es wird dann unter Anwendung stumpfer Instrumente der Mantelnerv in seinem ganzen Verlauf bloßgelegt und eventuell die derbe Bindegewebsschicht, die das Ganglion bedeckt, abgetragen. Zur bequemeren Handhabung des Präparates wird, wie beim Nervenmuskelpräparat des Frosches, am zentralen Ende des Mantelnerven ein Faden umgelegt.

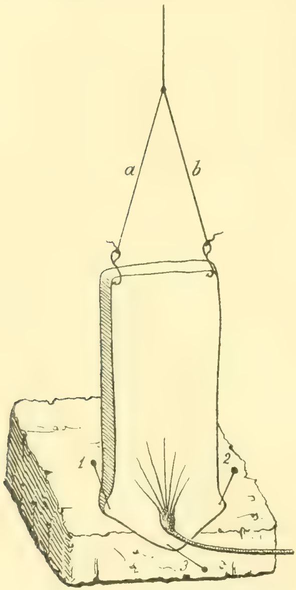


Fig. 29. Mantelnervmuskelpräparat von Octopoden (Burian). *a*, *b* Fäden, die das Muskelstück mit dem Schreibhebel verbinden; *1*, *2*, *3* Nadeln, die den Muskel mit der Korkunterlage befestigen. Mantelnerv, Ganglion und Stellarnerven sind schwarz gezeichnet.

Von der mit dem Mantelnerven verbundenen gesamten Mantelmuskulatur wird dann ein passendes Stück herausgeschnitten, das nach Burian von jener ventralen Partie gebildet ist, welche vom Stellarganglion quer zum Schnittrande des Mantels hinüberzieht.

v. Uexküll (62) suchte an seinem Präparat vor allem die Frage des Elektrotonus zu lösen, von dem Gedanken geleitet, daß der Mantelnerv zum Unterschiede von dem Froschischiadicus ein markloser motorischer Nerv ist. Dabei fand er eine weitgehende Analogie zwischen den Frosch- und *Eledone*-Nerven, soweit es sich um die Reizwirkungen des konstanten Stromes handelt.

Zur Feststellung des Vorhandenseins eines Elektrotonus wurden die zwei üblichen Untersuchungsmethoden angewendet: a) das physiologische Rheoskop (Froschnervmuskelpräparat), welches die elektrotonischen Ströme durch die sekundäre Zuckung vom Nerven aus anzeigt; b) das Kapillarelektrometer zur direkten Beobachtung der elektrotonischen Ströme. Beide Methoden ergaben übereinstimmend, daß es keinen irgendwie beträchtlichen Elekrotonus am Mantelnerven zu geben scheint. Irgend eine sekundäre Zuckung war nicht zu erzielen.

Indirekt gereizt, versetzt die Muskulatur von *Eledone* weder den Nerven der anderen Seite noch einen Froschnerven in Erregung. Andererseits gelang es auch nicht, das *Eledone*-Präparat vom Froschschenkel aus zu erregen.

Die Werte der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung, welche v. UEXKÜLL (64) am Mantelnerven von *Eledone moschata* auf myographischem Wege feststellte, schwankten zwischen 400 mm und 1 m in der Sekunde, ohne beide Grenzwerte zu erreichen.

Eine deutliche Verzögerung durch das Ganglion stellatum konnte er nicht ermitteln. Abkühlung und Absterben des Nerven, welches rasch vom zentralen Ende zur Peripherie fortschreitet, bewirken Abnahme der Fortpflanzungsgeschwindigkeit.

S. FUCHS (36) stellte seine Untersuchungen über den zeitlichen Verlauf des Erregungsvorganges am Mantelnerven von *Eledone moschata*, *Eledone Aldrovandi*, *Scaeurgus tetracirrus* und *Octopus vulgaris* unter Benutzung der elektrischen negativen Schwankung und des Rheotoms von SCHÖNLEIN an. Dabei stellte er sowohl die Größe der elektromotorischen Kraft, wie die Fortpflanzungsgeschwindigkeit, die Dauer und die absolute Größe der negativen Schwankung fest.

Unter anderem fand er, daß die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung mit steigender Temperatur und steigender Reizintensität wächst, und daß sie dieselbe Geschwindigkeit hat, wie der Erregungsvorgang selbst. Bei *Eledone* fand er z. B. einen Wert von etwa 637—741 mm pro Sekunde, welcher mit dem Ergebnis der von v. UEXKÜLL am selben Tiere und nach dem myographischen Verfahren ausgeführten Untersuchungen ziemlich übereinstimmt. Dieser fand nämlich einen Wert von 715 mm.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung wird aber bedeutend größer (zwischen 2 und 3,5 m bei *Octopus*), wenn die Temperatur erhöht ist.

Die Dauer der negativen Schwankung ist eine Funktion der Reizintensität; sie steigt und sinkt mit der letzteren. Auch durch die Ermüdung des Nerven scheint die Dauer der negativen Schwankungen in der Weise beeinflußt zu werden, daß dieselbe am relativ unermüdeten Nerven ceteris paribus eine kürzere ist. Ein Einfluß der Länge der abgeleiteten Strecke auf die Dauer der negativen Schwankung ließ sich dagegen nicht nachweisen.

Das von BORUTTAU (12) am Mantelnerven von mehreren Arten Cephalopoden (und zum Teil *Aplysia*) mit Hilfe des Rheotoms gewonnene hauptsächliche Versuchsergebnis bezüglich ihres Elektrotonus und ihrer phasischen Aktionsströme besteht darin, daß an diesen marklosen Nerven alle elektrophysiologischen Erscheinungen qualitativ genau die gleichen sind, wie an markhaltigen Nerven, indem sich nur quantitative Unterschiede feststellen lassen (geringere Größe der extrapolaren elektrotonischen Erscheinungen, größerer Unterschied derselben auf der Anodenseite einerseits und der Kathodenseite andererseits, ferner geringere Fortpflanzungsgeschwindigkeit und größere Dauer der Aktionsströme).

O. P. JENKINS und A. CARLSON (43) untersuchten dann unter Anwendung des myographischen Verfahrens die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung an Nervenkonnektiven von verschiedenen nordamerikanischen Arten von Mollusken, und zwar fanden sie am Pedalnerven von *Ariolimax columbianus* eine durchschnittliche

Fortpflanzungsgeschwindigkeit von 44 cm pro Sekunde, am Pedalnerven von *Limax maximus* eine solche von 124 cm, am Pedalnerven von *Pleurobranchaea californica* eine solche von 78 cm, am Mantelnerven desselben Tieres eine von 58 cm, am Mantelnerven von *Octopus punctatus* eine von 200 cm, am Mantelnerven von *Loligo Pealii* eine von 435 cm. Im allgemeinen besteht ein Verhältnis zwischen der Fortpflanzungsgeschwindigkeit und der Raschheit der Bewegungen, sowie der Erholung der Muskeln der verschiedenen Tiere in dem Sinne, daß, je rascher die Kontraktion und die Erholung verläuft, desto schneller die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in den betreffenden Nerven ist.

Auch Fr. W. Fröhlich (27) bestimmte an nach Burians Verfahren präparierten Mantelnervenpräparaten von *Eledone moschata*, zum Teil auch von *Octopus macropus* ebenfalls auf myographischem Wege die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der durch elektrische Einzelreize bewirkten Erregung sowohl durch den interzentralen Mantelnerven, wie durch die peripheren Stellarnerven. Er stellte außerdem noch die Verzögerung fest, welche die Erregung erleidet, indem sie das Mantelganglion passiert. Er fand, daß die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung sowohl im Mantelnerven, wie im Stellarnerven im Mittel 1000 mm pro Sekunde beträgt. Die beobachteten Werte schwankten zwischen 900 und 1100 mm; die meisten näherten sich jedoch 1000 mm.

Im Mantelganglion erfährt die Erregungsleitung eine deutliche Verzögerung, welche Werte zwischen 0,006—0,013 Sekunden aufwies. Dem Mittel von 0,01 Sekunde näherte sich die Mehrzahl der Beobachtungen.

Fröhlich beobachtete ferner, daß die Leitungsgeschwindigkeit durch das Ganglion sich verlangsamt, wenn das Ganglion abgekühlt wird.

Erhebliche, durch künstliche Reizung erzeugte Ermüdungserscheinungen am Mantelnerven von *Octopus* oder *Eledone* konnte R. Burian (16) nachweisen. Wird nämlich der Nerv an einer Stelle A mit mittelstarken Induktionsströmen längere Zeit gereizt, indem man währenddessen durch lokale Narkose einer mehr peripheren Strecke K des Nerven die Leitung der Erregung zum Mantel verhindert, so wird der Reiz nach Aufhebung der Narkose — je nach der Dauer der Reizung — entweder in verringertem Maße oder auch gar nicht mehr wirksam. Dies beruht vor Allem auf einer eingetretenen Zustandsänderung des Nerven an der Reizstelle A, auf einer „Unterwertigkeit", die sich sowohl durch eine Erhöhung der Reizschwelle wie durch eine Verlängerung des Refraktärstadiums kundgibt.

Auf Grund der Ergebnisse seiner Untersuchungen gelangte Burian zu der Vorstellung, daß schon jeder Einzelreiz an der Reizstelle eine absteigende Aenderung setzt, der sodann eine aufsteigende Aenderung nachfolgt. Diese letztere erfährt jedoch bei häufig wiederholter Reizung eine stetig zunehmende Verzögerung (Herabsetzung der Erholungsgeschwindigkeit). Eine Reizpause von wenigen Sekunden genügt übrigens, um die Unterwertigkeit ganz oder großenteils rückgängig zu machen. Der Reiz ist dann von A wieder kräftig wirksam.

Auch die zwischen der Reizstelle A und der narkotisierten Strecke K gelegenen Punkte (B_1, B_2 . . . .) der Nerven erleiden die nämliche Aenderung in der Reizbarkeit wie A, doch in erheblich schwächerem Grade, da die der Dauerreizung unterzogene Nervenfaser die Erregung mit stetig wachsendem Dekrement leitet.

JORDAN (47) fand schließlich an *Eledone moschata* und *Octopus vulgaris*, daß die elektrische Reizbarkeit der Stellarnerven die gleiche bleibt, auch wenn das Gehirn oder das Stellarganglion vorher exstirpiert wurde.

2. Eigenschaften des Mantelganglions.

Nach v. UEXKÜLL (64) spielt das Mantelganglion, welches zwischen dem Mantelnerven und der Mantelmuskulatur eingeschaltet ist, keinerlei wesentliche Rolle. Dasselbe wäre nur ein rein peripheres nervöses Gebilde. Die Mantelnerven mit den Stellarnerven zusammen sind infolgedessen als periphere Nerven anzusehen und nicht als Verbindungsnerven zweier Zentralorgane.

Die Irrigkeit dieser Annahme wird jedoch durch folgende neuere Untersuchungen erwiesen.

1) Wird die elektrische Reizbarkeit des Mantelnerven und der Stellarnerven eines solchen Mantelnervenpräparates während längerer Zeit verfolgt, so zeigt sich ein verschiedenes Verhalten. Nicht nur ist der Mantelnerv im allgemeinen weniger empfindlich gegen dieselben elektrischen Einzelreize als die Stellarnerven, sondern er überlebt auch unter gewöhnlichen Umständen (in einer feuchten Kammer) nicht so lange wie diese. Nach 24 Stunden zeigten die Stellarnerven dieselbe hohe Reizbarkeit wie am Beginn des Versuches, während vom Mantelnerven (der etwa 3 Stunden nach der Herstellung des Präparates schon eine Abnahme seiner Reizbarkeit aufweist) überhaupt gar keine Zuckung mehr zu erzielen war (BAGLIONI, 1; R. F. FUCHS, 38).

2) Daß dieses frühere Verschwinden der Reizbarkeit des Mantelnerven von einer zentralen Eigenschaft, nämlich von dem höheren Sauerstoffbedürfnisse, des Mantelganglions abhängig ist, konnte dadurch nachgewiesen werden, daß der Mantelnerv eines im gewöhnlichen, lufthaltigen oder sauerstoffhaltigen Seewasser gehaltenen Mantelnervenpräparates seine elektrische Reizbarkeit viel länger beibehält, als der Mantelnerv eines anderen im ausgekochten oder wasserstoffhaltigen Seewasser gehaltenen Präparates. Das Sauerstoffbedürfnis des Mantelganglions erwies sich jedoch geringer als dasjenige des Froschrückenmarks und *Scyllium*-Kopfmarks (BAGLIONI, 2).

3) Auch gegenüber mechanischen Reizen verhalten sich übrigens der Mantelnerv und die Stellarnerven verschieden, indem nur die letzteren unter gewöhnlichen Umständen für sie empfänglich sind.

4) Eine weitere Eigenschaft des Mantelganglions, die wiederum direkt für dessen zentrale Bedeutung, und zwar als die eines motorischen Zentrums spricht, ergibt sich aus seiner Fähigkeit, durch Phenol beeinflußt zu werden (vgl. oben).

In seinen Untersuchungen gelang es BAGLIONI jedoch ebenso wie v. UEXKÜLL nicht, irgendwelche Reflexe vom Mantelganglion allein zu erzielen. A. FRÖHLICH und O. LÖWI (23) fanden aber später an Mantelnervenmuskelpräparaten von *Eledone moschata*, daß, sowohl an normalen Präparaten, besonders aber wenn vorher die Erregbarkeit des Mantel-

ganglions durch Aufpinseln von Nikotin erhöht wurde, umgrenzte mechanische Reizung des Mantels ausgedehnte Teile in Kontraktion versetzt. Hat man dagegen vorher das Ganglion exstirpiert, so reagieren nur die von demselben Reize unmittelbar betroffenen Stellen des Mantels durch Bildung eines lokal beschränkten Kontraktionswulstes. Dies kann so erklärt werden, daß dem Ganglion doch die Fähigkeit der Reflexvermittlung zukommt, was auch durch folgendes Versuchsergebnis bestätigt wird. Faradische Reizung des zentralen Stumpfes des isolierten und durchschnittenen langen Stellarnerven bewirkt am nikotisierten Präparate deutliche Zuckungen.

Sie fanden aber außerdem, daß die Stellarnerven selbst nach der Nikotisierung des Ganglions für mechanische Reize besonders erregbar werden. Es genügt bloßes Ueberstreichen derselben mit einer Borste, um eine starke Kontraktion des Mantels auszulösen. Wird nun das Ganglion exstirpiert, so bleiben regelmäßig die Stellarnerven noch 2—3 Minuten, und zwar mit abnehmender Stärke mechanisch übererregbar.

Zur Erklärung dieses Verhaltens wird von ihnen angenommen, daß der periphere Stellarnerv vom Ganglion her substantiell mit etwas gespeist wird, was in der Norm seine normale, unter den Bedingungen der Nikotinvergiftung seine gesteigerte mechanische Erregbarkeit bedingt und was auch nach Abtrennung des Ganglions nicht sofort verschwindet, sondern erst nach einiger Zeit konsumiert wird.

So viel bezüglich mechanischer Reize. Die Erregbarkeit der Stellarnerven für den faradischen Strom wird weder durch Nikotin erhöht noch durch die Ganglionexstirpation herabgesetzt. Demnach handelt es sich um eine wahre Dissoziation der mechanischen und der elektrischen Erregbarkeit der Stellarnerven.

Fr. W. Fröhlich konnte neulich (24) an Präparaten von *Octopus macropus* die Angaben A. Fröhlichs und O. Löwis, daß nämlich durch lokale mechanische Reizung bei durchschnittenen Stellarnerven nur örtlich beschränkte Zuckungen, bei erhaltenen Stellarganglien dagegen ausgebreitete Zuckungen auslösbar sind, bestätigen und zugleich die Bedingungen feststellen, die den negativen Ausfall der früheren Versuche v. Uexkülls und Baglionis veranlaßt hatten. Er fand nämlich, daß dieser kurze Reflexbogen gegen Schädigungen der verschiedensten Art sehr empfindlich ist. Schon 10—15 Minuten nach Herstellung des Präparates vermindert sich die Reflexerregbarkeit vom langen Stellarnerven her stark bezw. verschwindet vollständig.

Andererseits gelang es ihm (28), eine annehmbarere Erklärung der obigen von A. Fröhlich und O. Löwi gemachten Beobachtungen zu geben, die sie zur Annahme einer substantiellen Speisung der Nervenfasern mit mechanischer Erregbarkeit seitens des zugehörigen Mantelganglions geführt hatten. Fr. W. Fröhlich fand nämlich, daß die Stellarnerven auch ohne Nikotinwirkung auf das Mantelganglion bloß nach Exstirpation desselben die Erregbarkeit für mechanische Reize etwa nach 15 Minuten verlieren. Wird bei einem Präparat der Mantelnerv stark faradisiert, so zeigt sich im Anschluß an die Reizung eine Erregbarkeitssteigerung für den mechanischen Reiz, die wieder vorübergeht. Wird das Ganglion nach einer starken Faradisation des Mantelnerven ausgeschnitten, so erweist sich auch jetzt die Erregbarkeit für mechanische Reize erhöht, sie verschwindet

aber dann um so früher, je stärker und anhaltender die Mantelnervenreizung war. Die Erregbarkeitssteigerung des Stellarnerven für mechanische Reize kann auch nach Entfernung des Mantelganglions durch Faradisation des Stellarnerven selbst hervorgerufen werden. Die Erregbarkeit des Stellarnerven für mechanische Reize wird also durch eine vorausgehende starke Reizung sowohl der Mantel- wie der Stellarnerven, wie auch des Mantelganglions (Nikotinwirkung) gesteigert. Es würde sich also aller Wahrscheinlichkeit nach um einen Fall der von Fr. W. Fröhlich genau studierten „scheinbaren" Erregbarkeitssteigerung handeln, die von den besonderen Zuständen (beginnender Ermüdung) des peripheren Erfolgsorganes (Muskel) abhängt, indem durch die starke vorherige Reizung die Kontraktionsvorgänge im Muskel gedehnt werden, und dadurch der Muskel für den Einzelreiz empfänglicher gemacht wird. Auf langsame Reize hin, zu denen wohl die mechanischen gehören, wird er dann besonders deutlich eine scheinbare Erregbarkeitssteigerung zeigen. Das, was in den Versuchen von A. Fröhlich und O. Löwi die Steigerung der mechanischen Erregbarkeit bewirkt, ist also die starke Nikotinerregung bezw. ihre Nachwirkung oder vielleicht eine schwache Nikotinerregung, die noch fortbesteht, und deren Nachwirkung nicht sogleich mit der Ausschneidung des Mantelganglions schwindet. Wir sind also (schließt Fr. W. Fröhlich) keineswegs genötigt, zu der ganz im Geiste der v. Uexküllschen Anschauung stehenden Annahme zu greifen, daß der Stellarnerv vom Mantelganglion mit etwas substantiell gespeist wird.

Fortgesetzte faradische Reizung der Stellarnerven bewirkt keine Herabsetzung der durch Reizung des Mantelnerven geprüften Erregbarkeit des Mantelganglions. Daraus zieht Fr. W. Fröhlich (25) den Schluß, daß sich die Stellarnervenerregung rückläufig nicht bis zu jener Stelle fortpflanzt, deren Erregbarkeit durch Mantelnervenreizung stark und rasch vermindert wird. Die Erregungsleitung durch das Mantelganglion der Cephalopoden ist also irreziprok, ähnlich wie die Erregungsleitung im Rückenmark.

Nach Fr. W. Fröhlich (28) zeigt ferner das Mantelganglion (sowie das übrige Nervensystem der Cephalopoden) eine Reihe von Eigenschaften, welche mit den bekannten des Wirbeltierzentralnervensystems vollkommen übereinstimmen. So vermittelt das Mantelganglion einen Reflextonus. Wurde z. B. die Länge eines noch mit dem Mantelganglion in Verbindung stehenden Mantelstückes graphisch bestimmt und dann durch einen Scherenschnitt das Mantelganglion ausgeschnitten, so trat in mehreren Fällen im Anschluß an die durch den mechanischen Reiz ausgelöste Kontraktion eine erheblich stärkere Dehnung des Muskels ein, als jene, welche sich ohne Ganglionexstirpation allmählich entwickelt. Dieses Verhalten, welches für die Gegenwart eines durch das Ganglion vermittelten Reflextonus spricht, trat an frischen, gut erregbaren Präparaten durchweg zu tage. Nur wenn es sich um Präparate von schlaffen, etwa schon sterbenden Tieren handelte, kam es im Verlauf des Versuches zu einem stärkeren Absinken der Kurve als nach Ausschneidung des Mantelganglions.

Auch wenn der lange Stellarnerv reizlos (durch Aufpinselung einer 5-proz. Kokainlösung, oder durch lokale Aethernarkose) ausgeschaltet wurde, konnte ein Absinken des Tonus beobachtet werden.

Hierher gehört noch die Erscheinung der tonischen Nachwirkung,

welche bei elektrischer Reizung des Mantelnerven von frischen Präparaten auftritt. Die Zuckung des Muskels dauert dann nämlich viel länger als die durch die gleiche Reizung des Stellarnerven ausgelöste Zuckung.

Das Mantelganglion zeigt ferner in ausgeprägter Weise Summation schwacher Erregungen und die mit der Summation nahe verwandten „scheinbaren Bahnungen", deren Zusammenhang mit den weitverbreiteten Erscheinungen der scheinbaren Erregbarkeitssteigerung von Fröhlich nachgewiesen werden konnte. Darauf beruht z. B. die Erscheinung, daß für faradische Reize die Erregbarkeit des Mantelnerven größer erscheint als die der Stellarnerven. Dagegen zeigt sich der Mantelnerv in vielen Fällen für den einzelnen Induktionsschlag weniger erregbar als der Stellarnerv, was darin seine Erklärung findet, daß im Mantelganglion die Einzelerregung ein mehr oder minder starkes Dekrement erfährt.

Am Mantelganglion lassen sich ferner typische Hemmungen nachweisen, die durch eine relative Ermüdung zustande kommen, gleichwie die Hemmungen am Rückenmark und am Schließmuskel der Krebsschere. Namentlich auf Grund seiner früheren über Hemmungsvorgänge ausgeführten Untersuchungen gelangte Fr. W. Fröhlich zu dem Ergebnis, daß die Hemmungen auf zwei Mechanismen beruhen. Bei den zentralen Hemmungen ist es in erster Linie die relative Ermüdung, bei anderen Hemmungen, z. B. denen am Oeffnungsmuskel der Krebsschere, am motorischen Nerven und den Strychninhemmungen, handelt es sich um die Entwicklung eines absoluten Refraktärstadiums, das den Eintritt der Hemmung bedingt. Experimentell läßt sich in der Regel leicht feststellen, welcher Mechanismus vorliegt. Erhält man durch Verstärkung der inadäquaten elektrischen Reize Zunahme der Hemmungswirkung, dann hat man es mit einer Hemmung zu tun, die auf Grund eines absoluten Refraktärstadiums zustande kommt. Werden die Hemmungen nur mit schwachen Reizen erhalten und geben starke Reize Erregung, so liegt der Hemmung eine relative Ermüdung zugrunde.

Im normalen Mantelganglion gibt es Hemmungserscheinungen der letzteren Art, da nur schwache Reizungen des Mantelnerven eine Hemmung des Tonus veranlassen. Um die Beteiligung der Längsbezw. Ringmuskelfasern des Mantels beim Zustandekommen der Hemmungen zu analysieren, wurde die Erregbarkeit jeder dieser Muskeln für sich untersucht, was bei Anwendung des Burianschen Präparates leicht geschehen kann. Die Versuche zeigten, daß sowohl bei Mantelwie bei Stellarnervenreizung die Ringmuskeln erregbarer sind als die Längsmuskeln, daß beide aber bei geeigneter schwacher Mantelnervenreizung mit Absinken des Tonus reagieren.

Ferner läßt sich experimentell feststellen, daß die Hemmungen nur im Ganglion vor sich gehen. Werden die Reizerfolge an Mantel- und Stellarnerven des gleichen Präparates verglichen, so zeigt sich, daß vom Mantelnerven aus leicht Hemmungen zu erzielen sind, vom Stellarnerven dagegen selbst bei sorgfältigster Abstufung der Reizintensität nicht.

Die der Originalabhandlung beigegebenen Kurven zeigen ferner, wie bei zunehmender Reizintensität die Hemmungswirkung abnimmt. Noch stärkere Reize rufen Erregung hervor. Zwischen den Reizen,

die deutlich hemmend und erregend wirken, liegt also eine Reizstärke, die eine geringere Wirkung zu haben scheint.

Die Hemmungen treten noch viel deutlicher hervor, wenn der konstante Strom zur Reizung des Mantelnerven verwendet wird, was zum Teil mit der immer mehr sich verbreitenden Ansicht im Einklang steht, daß dem konstanten Strom die Fähigkeit zukommt, an der Reizstelle eine Reihe von schwachen Erregungswellen auszulösen; diese stehen (nach Fröhlich) den adäquaten Reizen offenbar viel näher als die faradische Reizung.

Ferner gelingt es, auch gekreuzte Erregung und Hemmung zu erhalten: bei starker Reizung des zentralen Mantelnervenstumpfes Erregung, bei schwacher Hemmung einer vorhandenen Erregung. Durch gekreuzte Mantelnervenreizung läßt sich ferner der Erfolg einer gleichzeitigen mechanischen Reizung hemmen, was der bekannten Nothnagelschen Hemmung am Froschrückenmark entspricht.

Die Strychninvergiftung wirkt auch bei den Cephalopoden den Hemmungen entgegen, doch läßt sich hier deutlich nachweisen, daß sie nicht an jener Stelle angreift, an der sich die Hemmungsvorgänge abspielen. Wird z. B. bei einer *Eledone*, die bei Reizung des gekreuzten Mantelnerven Hemmung gezeigt hat, und deren Hemmung durch Strychninwirkung in Erregung verwandelt worden ist, die Gehirnganglienmasse abgetragen, so fällt nicht nur jede Erregbarkeitssteigerung fort, sondern es verhält sich jetzt das Mantelnervenpräparat genau so wie das eines nicht strychninisierten Tieres, d. h. es lassen sich jetzt durch Reizung des Mantelnerven ebenso schöne Hemmungen erzielen, wie an Präparaten, die von normalen Tieren stammen. Hier läßt sich also, fährt Fröhlich fort, mit Bestimmtheit der Nachweis führen, daß das Strychnin nicht an der Stelle angreift, an welcher die Hemmungen ersterer Art zustande kommen.

Am Nervensystem der Cephalopoden lassen sich aber auch unter bestimmten Umständen Hemmungen nachweisen, die auf der Entwicklung eines absoluten Refraktärstadiums beruhen. Wird z. B. der Mantelnerv faradisiert, und von Reizung zu Reizung die Stromstärke vermehrt, so sieht man die Höhe des Tetanus, nachdem sie ein Maximum erreicht hat, wieder abnehmen, und schließlich treten nur Anfangstetani auf, die auf die Entwicklung eines absoluten Refraktärstadiums zurückzuführen sind, wie die gleichen Erscheinungen am geschädigten Nerven oder Nervmuskelpräparat.

Schließlich läßt sich auch an mit Strychnin vergifteten Tieren, genau wie es für die Wirbeltiere festgestellt wurde, eine rasch eintretende absolute Ermüdung, ein absolutes Refraktärstadium feststellen. Diese Hemmungen zweiter Art haben dann in den Angriffsstellen des Strychnins ihren Sitz.

Am Nervensystem der Cephalopoden kommen auch antagonistische Innervationen vor. So muß die Rings- und Längsmuskulatur des Mantels als antagonistisch wirkend aufgefaßt werden. Wie vielseitig die Innervationsmöglichkeit des Mantels ist, zeigen die verschiedenen nach künstlicher Reizung bezw. im Leben beobachteten Körperformen, von denen Fr. W. Fröhlich einige schematisch wiedergibt. Er hat aber vergebens versucht, derartige Innervationen durch Mantelnervenreizung zu erhalten. Die Koordination dieser Bewegungen (schließt er) spielt sich offenbar mit Hilfe von Ganglien ab, die in der Gehirnganglienmasse liegen.

Nach Fr. W. Fröhlichs Untersuchungen (30) entfalten ferner die verschiedenen, als lähmend bekannten Einflüsse (Abkühlung, Kohlensäurewirkung und Narkose) auch auf das Mantelganglion der Cephalopoden ihre scheinbar erregbarkeitssteigernde Wirkung, die sich in Steigerung der Reizbarkeit besonders für faradische Reize und den konstanten Strom, mitunter in Tonuszunahme und spontan auftretenden rhythmischen Kontraktionen äußert.

Das Mantelganglion ist schließlich nach R. F. Fuchs (38) ein Hemmungszentrum für die koloratorischen Funktionen (s. u.).

e) Das Sauerstoffbedürfnis der verschiedenen Teile des Nervensystems.

Daß auch an diesen Tieren die allgemeine Eigenschaft der Zentren, ein höheres O_2-Bedürfnis aufzuweisen, besteht, haben wir schon oben gelegentlich der Besprechung der Eigenschaften des Mantelganglions erwähnt (p. 235). Neuere eingehendere Versuchsergebnisse nach dieser Richtung wurden an den verschiedenen Teilen des Nervensystems der Cephalopoden von Fr. W. Fröhlich (26) angestellt, unter Anwendung genau der gleichen Versuchsmittel, wie sie in Verworns Laboratorium für ähnliche Versuche an Froschnerven ausgedacht und verwendet worden waren. Seine Hauptresultate faßt er folgendermaßen zusammen.

Das Mantelganglion der Cephalopoden weist ein größeres Sauerstoffbedürfnis auf als die peripheren Stellarnerven und die interzentralen Mantelnerven. Das Mantelganglion erstickt unter den gegebenen Versuchsbedingungen bei einer mittleren Temperatur des Meerwassers von 19° C in 1 Stunde, die Stellar- und Mantelnerven in 3 Stunden. Bei Zufuhr von O_2 erfolgt mehr oder weniger vollständige Erholung.

Der periphere Stellarnerv besitzt das gleiche Sauerstoffbedürfnis wie der interzentrale Mantelnerv.

Das Sauerstoffbedürfnis der in der Gehirnganglienmasse gelegenen, am Mantelreflex beteiligten Ganglien ist größer als das des Mantelganglions. Es lassen sich also auch am Nervensystem der Cephalopoden Ganglien mit verschiedenem Sauerstoffbedürfnis nachweisen. Das Sauerstoffbedürfnis des Nervensystems von *Eledone moschata*, *Octopus macropus* und *vulgaris* weist dagegen keine wesentlichen Unterschiede auf.

Der Eintritt der Erstickung des Mantelganglions wird beschleunigt durch Reizung des Mantelnerven.

Das Sauerstoffbedürfnis des Mantelganglions wächst mit steigender Temperatur.

Der Eintritt der Erstickung des Mantelganglions wird durch Einbringen des Ganglions in sauerstofffreies Meerwasser verzögert. Wenn die Erstickung in Stickstoff stattgefunden hat, besonders aber, wenn der Eintritt der Erstickung durch wiederholte Reizung beschleunigt worden ist, kann die Bespülung des Ganglions mit sauerstofffreiem Meerwasser eine deutliche Erholung desselben bewirken.

Das Sauerstoffbedürfnis des Cephalopodennervensystems erscheint geringer als das des Frosches. Dies tritt besonders deutlich hervor, wenn die Erstickungsdauer bei Tieren in derselben Jahreszeit und in Versuchen mit annähernd gleichen Temperaturen verglichen wird.

Bei 19° C, im Beginn der heißeren Monate, erstickt der Froschnerv unter sonst gleichen Bedingungen in 1 Stunde, während der Stellarnerv nicht unter 3, oder selbst erst in 6 Stunden erstickt. Entsprechendes gilt auch von den Ganglien (vgl. FRÖHLICHS oben p. 199 erwähnte am Nervensystem von *Aplysia* ausgeführte Untersuchungen).

f) Innervation der Chromatophorenmuskeln.

Zahlreiche Untersuchungen wurden über die Beziehungen des Nervensystems zu den Bewegungen der Chromatophoren ausgeführt, welche die so veränderliche und durch allerlei periphere und innere Erregungen der Zentren beeinflußbare Hautfärbung der Cephalopoden bewirken. VAN RYNBERK (54) erörtert in einer zusammenfassenden Abhandlung über den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere eingehend alle diesbezüglichen Literaturangaben. Hier seien nur diejenigen Forscher erwähnt, die sich besonders mit der Innervation der Chromatophorenmuskeln beschäftigten (vgl. im übrigen das betreffende Kapitel dieses Handbuches).

Schon COLASANTI (vgl. oben p. 221) hatte gefunden, daß faradische Reizung des freipräparierten Nervenstranges des Armes Bewegungen der Chromatophoren (Hautfärbung) bewirkt.

Die Untersuchungen FREDERICQS (22) ergaben dann folgendes:

Durchschneidung des Mantelnerven bewirkt Lähmung der Chromatophoren der Haut der entsprechenden Mantelhälfte, welche erblaßt. Künstliche (faradische oder mechanische) Reizung des peripheren Stumpfes des genannten Nerven oder des Mantelganglions läßt sofort die Haut sich wieder tiefrot färben, durch die Expansion der Chromatophoren.

Die Nervenzentren liegen in der subösophagealen Ganglienmasse, da die Abtragung der supraösophagealen Ganglien keine Entfärbung bewirkt.

KLEMENSIEWICZ (48) bestätigte an *Eledone moschata* die vorhergehenden Versuchsergebnisse bezüglich der künstlichen Reizung der Armnerven, sowie des Mantelnerven und des Stellarganglions, die Verdunkelung der entsprechenden Hautpartien zur Folge hat. Ferner fand er, daß künstliche isolierte Reizung bestimmter Gegenden der Kopfganglien Hautfärbung bewirkt. Und zwar sah er, daß künstliche Reizung „von jenen Stellen der Pedunculi und des Sehganglions, welche in der Nähe des Ganglia pedunculi liegen, eine totale Expansion der Chromatophoren der gesamten Körperoberfläche herbeizuführen imstande ist, ohne daß andere Erscheinungen, wie z. B. Kontraktionen der Haut- oder Körpermuskeln, dabei auftreten“. Diese später allgemein bestätigte Beobachtung veranlaßte ihn, die betreffenden Ganglia pedunculi mit dem Namen Kolorationszentren zu belegen.

Nach KLEMENSIEWICZ wird die Erregung der Chromatophoren sowohl durch willkürliche Impulse wie reflektorisch ausgelöst, und zwar vom Nervus opticus aus, sowie auf dem Wege der afferenten Hautnerven.

Namentlich an *Sepia offic.* stellte PHISALIX (52, 53) seine Versuche über die Innervation der Chromatophoren an. Was den peripheren Verlauf der chromatomotorischen Nervenbahnen anbelangt, so fand er (52) durch begrenzte elektrische Reizungen, daß es im Mantel-

nerven zwei Nervenbündel gibt, von denen das eine, im inneren dorsalen Rande gelegen, die Chromatophoren des oberen Drittels des Mantels, mit Ausnahme des Flossensaumes, versorgt, das zweite hingegen, am äußeren ventralen Rande gelegen, die Chromatophoren der zwei unteren Drittel des Mantels sowie die des Flossensaumes innerviert. Die angegebene genaue Lokalisierung des Verlaufes der chromatomotorischen Bahnen innerhalb des Mantelnerven erlischt im Stellarganglion.

Bezüglich der afferenten Erregungswege fand Phisalix in Uebereinstimmung mit den Befunden Klemensiewiczs, daß es besonders die optischen Fasern und die Gesichtsreize sind, durch welche die Hautfärbung reflektorisch beeinflußt wird. Bezüglich der Lokalisierung der Zentren fand Phisalix, daß sie ausschließlich in den Kopfganglien gelegen sind. Zur genaueren Feststellung ihres Sitzes bediente er sich der Methode der Abtragung verschiedener Zentralteile, sowohl durch das Messer wie durch Verbrennung. Nach diesen Untersuchungen entspringen die chromatomotorischen Nerven aus besonderen Zentren der Chromatophoren, welche in der Nähe der Ursprungskerne der optischen Fasern liegen. Die Nervenbahnen kreuzen sich während ihres interzentralen Verlaufes. Vielleicht besteht eine Doppelkreuzung.

Phisalix (53) fand ferner, daß die Abtragung der Rinde der Supraösophagealganglien keine erheblichen Störungen nach sich zieht, während die völlige Abtragung derselben Ganglien schwere Störungen hervorruft, da die Tiere die Operation nicht lange überleben. Unter anderem vermögen die so operierten Tiere nicht mehr die Bewegungen der Chromatophoren zu beherrschen und zu regulieren. Jede Reizung löst eine reflektorische Erweiterung der Chromatophoren aus, die leicht und nicht der Reizstärke proportional auftritt. Demnach sind die Oberschlundganglien als Hemmungs- und Regulationszentren der Chromatophorenbewegungen aufzufassen.

Die Ergebnisse, zu denen v. Uexküll (65) bezüglich der zentralen Innervationen der Chromatophoren gelangte, wurden schon oben gelegentlich seiner Untersuchungen über die Lokalisierung der verschiedenen Zentren (vgl. p. 227) erwähnt.

Nach Steinach (57), der seine Untersuchungen über die Bedingungen der Hautfärbung und des Farbenwechsels an *Eledone moschata*, zum Teil auch an *Octopus vulgaris* anstellte, ist die pantherartige oder scheckige Hautfärbung, welche diese Tiere auszeichnet, der Ausdruck eines tonischen, hauptsächlich von den Saugapparaten ausgehenden Reflexes. Der sogenannte spontane Farbenwechsel wird durch Schwankungen dieses Reflextonus hervorgebracht. Außer diesen taktilen Erregungen kommt als zweite Bedingung des normalen Farbenwechsels noch das Licht in Betracht; das Licht wirkt sowohl reflektorisch als auch direkt, und zwar ist der Angriffspunkt der Lichtreize immer die Haut. Auf diese beiden Einflüsse lassen sich sämtliche Erscheinungen der Hautfärbung zurückführen.

Die Versuche, auf die Steinach seine Annahmen begründete, sind folgende:

Wenn man Eledonen alle Arme abschneidet und dann den noch zurückbleibenden Kranz von Saugnäpfen, welche um die Mundöffnung gruppiert sind, entfernt, so büßen die Tiere nach einiger Zeit (nachdem nämlich die ersten durch das schwere Trauma herbeigeführten

Reizerscheinungen abgelaufen sind) die Fähigkeit ein, spontan, d. h. ohne nachweisbare Reizursache die Farbe zu wechseln. Die Körper der Eledonen liegen dann wie blasse Säcke ruhig am Boden des Aquariums; ihre Haut wird nach und nach fahlgelb bis silberweiß, in welchem Zustande sie dauernd verharren. Dagegen läßt sich die charakteristische scheckige Färbung durch Reize vorübergehend hervorrufen, z. B. durch Berühren mit dem Glasstabe oder einem herumschwimmenden normalen Exemplar oder durch Erschütterung des Wassers bezw. des Behälters.

Es genügt, dem Tiere nur einen einzigen Arm mit seinen Saugnäpfen zu belassen, um die typische Färbung und den spontanen Farbenwechsel aufrecht zu erhalten. Man kann sogar noch Spuren von Fleckenbildung an Eledonen wahrnehmen, wenn man lediglich die wenigen Saugnäpfe schont, welche beim Abtrennen der Arme an den Stümpfen sitzen bleiben.

Bei Verstümmelungen verschiedener Art ohne Schädigung der Saugnäpfe, bei Ablösung größerer Hautlappen vom Körper, bei Exstirpation der Augen u. dergl. tritt wohl nach und nach ein Bleichwerden des Tieres ein, aber die Fleckenbildung und spontane Verfärbung geht nicht verloren.

Somit erweist sich die Hautfärbung der Eledonen als der Ausdruck eines tonischen Reflexes, welcher von den Saugapparaten ausgelöst wird. Die Reflexbögen werden gebildet erstens von den zentripetalen Nerven der Saugnäpfe, zweitens von den Färbungszentren in den Hirnganglien und drittens von den motorischen Nerven der Chromatophorenmuskeln. Der sogenannte spontane Farbenwechsel stellt graduelle Schwankungen dieses Reflextonus dar, welcher durch gelegentlich wirksame, taktile Erregungen seitens der übrigen Hautgebiete vorübergehend verstärkt werden kann.

Dieser Reflexmechanismus zeigt Zweckmäßigkeit, indem er den Tieren in ihren verschiedenen Lebenslagen jene Färbung verleiht, in welcher sie am wenigsten bemerkbar oder von der Umgebung unterscheidbar sind. Befinden sich die Tiere nämlich an glatten Körpern festgesaugt, unter natürlichen Bedingungen etwa auf dem groben Kies des Meeresgrundes oder auf dem geäderten Felsgestein des Strandes, so zeigen sie das fleckige und marmorierte Aussehen. Befinden sich die Tiere hingegen auf Sand, wo die Saugnäpfe nur teilweise und ganz lose anhaften, so ist die Fleckenbildung wegen des abgeschwächten Tonus verringert oder sistiert, die Haut wird im ganzen hellfarbiger, gesprenkelt und erscheint hierdurch der Sandfläche angepaßt.

Der zweite den Farbenwechsel bestimmende Faktor ist die Wirkung des Lichtes, welche dann eingreift, wenn die Sonne das Wasser durchstrahlt, wobei die von den Saugnäpfen ausgehende Regulierung nicht ausreichen würde. Werden z. B. Eledonen in einer dicht verdeckten Wanne bei hohem Stand der Sonne ins Freie gebracht, und wird, nachdem die Tiere zur Ruhe gekommen sind, der Deckel gelüftet, so daß die Sonne das Wasser durchleuchtet, so färben sich die durch den Lichtabschluß währenddessen etwas abgeblaßten Tiere sofort bis in die Armspitzen hinein dunkelbraun. Diese tiefe Färbung dauert so lange an, als die Strahlung einwirkt.

Auch diffuses Tageslicht beeinflußt die Hautfärbung, doch in

geringerem Grade und nur rasche Intensitätsschwankungen sind wirksam.

Aufhebung des Gesichtssinnes ändert an dem Gelingen des Versuches nichts. Exemplare, denen die Augen exstirpiert oder die Nervi optici durchschnitten worden waren, reagierten ebenso.

Das Licht greift in der Haut selbst an, und zwar läßt sich sowohl eine reflektorische als auch eine direkte Wirkung auf die Chromatophoren nachweisen. Nach Zerstörung der Färbungszentren blassen die Tiere ab. Die Wiederholung der Beleuchtungsversuche ergibt, daß unmittelbar nach diesem Eingriffe die Lichtwirkung stark herabgesetzt ist.

Abgelöste Arme und selbst abpräparierte Hautstücke bräunen sich ebenfalls, wenn sie lokal der direkten Lichtwirkung ausgesetzt werden. Von Lichtern verschiedener Wellenlänge wirkten nur die stärker brechbaren.

Die Lichtwirkung beschränkt sich jedoch nicht auf die Chromatophoren, sie löst außerdem noch kompliziertere Bewegungen des Gesamtkörpers aus (Steinach, 58). Setzt man eine *Eledone* plötzlich der Sonnenstrahlung aus, so beginnt sie, nachdem sie in 2—3 Sekunden an der ganzen Oberfläche dunkelbraun geworden ist, die Saugnäpfe zu bewegen, löst sich von der Saugstelle los und schwimmt hastig im Behälter herum, bis sie an einen schattigen Platz kommt, wo sie sich wieder ansaugt. Nach Entfernung der Augen verhalten sich die Tiere ebenso. Es handelt sich also keineswegs um eine von den Augen aus eingeleitete Reflexaktion.

Aus seinen Untersuchungen folgert Steinach, daß es sich hier um zwei verschiedene Vorgänge handelt. Erstens gibt es eine Fortleitung des durch den Lichtreiz in den Chromatophoren erzeugten Erregungszustandes zur Haut der Saugnäpfe auf muskulären Bahnen, und zweitens tritt eine echte, von den Saugnäpfen ausgelöste geordnete Reflexbewegung auf.

R. F. Fuchs (38) untersuchte (hauptsächlich an *Eledone*) die Folgen, welche in der Hautfärbung nach einseitiger Durchschneidung des Mantelnerven (Mantelkonnektivs) eintreten. Seine Beobachtungen teilen sich in zwei Reihen, je nachdem sie an überlebenden oder an sterbenden (bezw. toten) Tieren gemacht wurden.

a) An überlebenden Tieren ist bekanntlich (nach Fredericq, Phisalix, v. Uexküll, s. o., Hofmann) die operierte Seite des Mantels ganz blaß, viel heller als bei einem ruhenden nicht operierten Tiere. Dieser Zustand der extremsten Pigmentballung ist aber kein dauernder. Nach 2, 3, 4 Tagen zeigt die operierte Seite eine immer stärker werdende Gelbfärbung; in den späteren Zeiten nach der Operation ist sie sogar dunkler als die normale. Nur wenn das Tier erregt wird, färbt sich nur die normale Seite.

Ferner reagiert die operierte Seite nicht auf Lichtreize, wenn die Belichtungsversuche in den ersten Tagen nach der Operation angestellt werden. In der späteren Zeit nach der Operation tritt allmählich immer stärker werdende Lichtreaktion der operierten Seite ein, die schließlich so stark wird, daß beide Seiten des belichteten Tieres gleich dunkel sind. Nur ein Unterschied bleibt noch bestehen zwischen den beiden Seiten: die normal innervierte Seite reagiert rascher als die operierte Seite. „Aus diesen Beobachtungen geht hervor, daß Lichtreize unter normalen Verhältnissen zuerst dem Zentral-

nervensystem zugeleitet werden und von dort aus erst die Chromatophoren reflektorisch zur Expansion bringen. Die Versuche lehren aber auch, daß die Chromatophoren, die in keinem Zusammenhang mehr mit dem Zentralnervensystem stehen, durch Licht erregt werden, wenngleich die direkte Reizwirkung des Lichtes auf die Chromatophoren eine trägere ist als jene auf dem Umweg durch das Zentralnervensystem."

(Die Beobachtung von Phisalix, daß Belichtung eines Cephalopoden sofort Erblassen des Tieres herbeiführt, konnte R. F. Fuchs nicht bestätigen.)

Mechanische, sowie chemische direkte Reizbarkeit der Chromatophoren der operierten Seite wurde gesteigert gefunden.

R. F. Fuchs kommt ferner zu dem Schluß, „daß das Auge beim Zustandekommen des Belichtungsreflexes eine Rolle spielt, denn die von Steinach als wesentlich erkannten, von Saugnäpfen ausgehenden Reflexe scheiden in meiner Versuchsanordnung aus, weil die Beschaffenheit der glatten Glasplatte in allen Versuchen die gleiche war, so daß von dem mit den Armen berührten Boden keine verschiedenen Tastempfindungen ausgelöst werden konnten".

b) Unmittelbar vor oder nach dem Tode ist das Tier sehr hell. Hatte sich bereits während des Lebens eine dunklere Färbung der operierten Seite eingestellt, so ist diese dunkler als die normal innervierte Seite, die vollständig blaß ist. Wird nun das tote Tier in das Glasbassin auf der Loggia gebracht und dem grellen Sonnenlicht ausgesetzt, dann wird die operierte Seite intensiv dunkelbraun, fast schwarz, während die normale Seite unverändert blaß bleibt. Das Färbungsverhältnis der beiden Seiten zeigt somit nach dem Tode gerade das entgegengesetzte Verhalten wie bei dem frisch operierten Tiere. Wird darauf das tote Tier wieder verdunkelt, so wird das Tier gleichmäßig wieder hell. Werden diese Versuche am toten Tier erst später als 16—24 Stunden post mortem vorgenommen, dann sind diese Erscheinungen nicht mehr so auffallend. Die intensive Lichtreaktion der operierten Seite des toten Tieres ist ferner nur dann mit Sicherheit zu beobachten, wenn die Tiere die Durchschneidung des Mantelkonnektivs mehrere Tage überlebt haben. (Im allgemeinen zeigten sie eine Ueberlebungszeit von 4—10 Tagen.) Starben die Tiere am ersten oder zweiten Tage nach der Operation, dann kann sich die operierte Seite bei Belichtung genau so verhalten wie die normal innervierte, indem sie am eben gestorbenen Tier keine Lichtreaktion zeigt.

Das Fehlen der Erregbarkeit der Chromatophoren auf der normal innervierten Seite und die gesteigerte Lichtreaktion auf der operierten Seite, die nach dem Tode des Tieres eintreten, werden nun von R. F. Fuchs durch die Annahme erklärt, daß das Stellarganglion ein nervöses Hemmungszentrum für koloratorische Funktionen ist.

Zur Stütze dieser Annahme bringt er folgende Beobachtung. Bei den Tieren, die etwa 5 Tage und mehr die Operation überlebten, war der Mantelnerv der operierten Seite weder mechanisch noch elektrisch reizbar, auch das Stellarganglion zeigte einen vollkommenen Verlust seiner Reizbarkeit. Ja bei einzelnen Versuchen mit langer Lebensdauer der Tiere war sogar die sonst sehr große mechanische Reizbarkeit der Stellarnerven der operierten Seite erloschen. Bei unmittelbar nach der Operation zugrunde gegangenen oder nicht operierten

Tieren konnten dagegen keine Unterschiede in den beiden Seiten aufgefunden werden.

Die starke Lichtreaktion bei den Tieren, die längere Zeit die Operation überlebten, kommt dadurch zustande, daß während dieser Zeit das Stellarganglion vollständig funktionsunfähig geworden ist, und so entfaltet der Lichtreiz seine Wirkung ohne jegliche Hemmung auf der operierten Seite. Ist aber die Degeneration des Ganglions noch nicht vollständig erfolgt, so daß noch Reste der Funktion erhalten sind, dann ist die Lichtreaktion geringer, oder kann unmittelbar nach dem Tode vollständig fehlen.

Ueber die Eigenschaften und die Verteilung des peripheren Nervensystems der Mollusken, welches morphologisch in Nervennetzen endet, hat F. B. Hofmann (40, 41) eingehende Untersuchungen angestellt. Hierzu bediente er sich hauptsächlich der künstlichen Reizung von Nerven der Mantelmuskulatur von *Eledone*, der Flossenmuskulatur von *Sepia*, der Mantellappen von *Aplysia*, besonders aber der Chromatophorenmuskeln von Cephalopoden. Er beabsichtigte dadurch die allgemeine Frage zu beantworten, ob die genannten Nervennetze bei Abwesenheit von Ganglienzellen kontinuierlich leiten. Als Hauptresultat seiner Untersuchungen fand er, daß trotz der histologisch nachweisbaren nervösen Netzbildung keine periphere Erregungsleitung stattfindet. Die zu den genannten Muskelgebilden hinziehenden, in Nervenbündel vereinigten Ausläufer der letzten (terminalen) echten Ganglienzellen innervieren stets isolierte Muskelpartien. In der Muskulatur selbst findet keine Ausbreitung der vom Zentralorgan herkommenden Erregungen von der Innervationsstelle aus statt. Die Koordination der Muskelaktionen, die man am normalen lebenden Tiere beobachtet, beruht auf einer Organisation, die zentral, vor dem Abgang der Nervenbündel zur Muskulatur, gelegen ist.

F. B. Hofmann untersuchte ferner (42) die Wirkung einiger Gifte, die direkt auf die Nervenstämme appliziert oder unter die Haut injiziert wurden (wobei sie u. a. auf die peripheren Hautnerven ihre Wirkung entfalten). Als Indikator dienten die durch die Chromatophorenmuskeln herbeigeführten Aenderungen in der Hautfärbung der Tiere (*Sepia officinalis, Loligo vulgaris, Eledone moschata* und *Octopus vulgaris*).

Er fand unter anderem, daß alle jene Substanzen (wie Natronlauge, Triäthylamin, Ammonsulfat, Nikotin, Physostignin), welche, auf den Nervenstamm aufgetragen, eine Nervenreizung bewirken, nach subkutaner Injektion einen ausgebreiteten, zumeist intermittierenden Reizeffekt, d. h. also eine Reizung der Hautnerven geben, und daß der Wirkungsgrad in beiden Fällen gut übereinstimmt. Jene Substanzen, welche, auf den Nervenstamm aufgeträufelt, eine Lähmung desselben hervorrufen, lähmen, nach Applikation auf die Haut, auch die Nervenfasern der Haut (Kokain, Chloralhydrat, Atropin u. a.).

Zweiter Abschnitt. Nervensystem der vegetativen (visceralen) Funktionen (mit Ausschluß der Kreislaufsorgane).

Im folgenden seien diejenigen Versuchsergebnisse kurz zusammengefaßt, die die Innervation der Eingeweide klarzulegen bezwecken. Da dieselben meist an Repräsentanten aller Klassen der Mollusken vergleichend angestellt wurden, so lassen sie sich am besten gemeinsam erörtern, gleichgültig ob die untersuchten Tiere der einen oder anderen Molluskenklasse zugehören.

Bezüglich der Innervation der Kreislaufsorgane sei auf das Kapitel „Bewegung der Körpersäfte“ in Bd. I dieses Handbuches verwiesen.

Ueber die Innervation der Eingeweide liegen Ergebnisse vor, welche F. Bottazzi (14) in Gemeinschaft mit P. Enriques an Aplysien (*A. limacina* und *A. depilans*) und an Cephalopoden (*Octopus macropus* und *Eledone moschata*) erzielt hat.

1. Das viscerale (Eingeweide-)Nervensystem der *Aplysia* besteht aus den stomato-ösophagealen (buccalen, stomatogastrischen) Ganglien, aus den lateralen (pleuralen, protovisceralen) Ganglien des Schlundringes und aus der gangliären Masse der Eingeweide (viscerale, deutoviscerale etc. Ganglien).

Die stomato-ösophagealen Ganglien entsenden die folgenden Nerven der Eingeweide: Speichelnerven und Schlundnerven.

Die lateralen Ganglien entsenden keine Nervenzweige: sie sind mittels Konnektiven mit den dorsalen und ventralen (resp. cerebralen und pedalen) Ganglien des nervösen Schlundringes, sowie mit den visceralen Ganglien verbunden. Aus den letzteren gehen zahlreiche Nervenzweige ab, die zur Innervation der Eingeweide bestimmt sind, nämlich 1., 2. und 3. Kiemennerven, die Geschlechts-Kiemennerven, der Zweig für das Bläschen Swammerdams, der Zweig für das Herz, der Zweig für die Magen-Darmröhre u. a. m.

Zu dem visceralen Nervensystem gehören noch das diffuse, an Ganglienzellen reiche Nervennetz, welches das Verdauungsrohr auskleidet, sowie andere periphere Ganglien, wie die der Kiemen und der Geschlechtsorgane.

Innervation des Verdauungsrohres. Oesophagus, Kropf und Kopfteil der Magenröhre werden von den ösophagealen Nerven (also von den stomato-ösophagealen Ganglien) innerviert. Das übrigbleibende Magendarmrohr empfängt motorische Nerven von den visceralen Ganglien.

Reizung der stomato-ösophagealen Ganglien, ebenso wie die der ösophagealen Nerven bewirkt rasche Zusammenziehung der Längsmuskeln des Oesophagus (ähnlich, wie sie am Oesophagus der Amphibien durch Reizung des Vagus erzielt wird) und Hemmung seiner automatischen peristaltischen Bewegungen.

Eingeweidereflexe. Reizung des zentralen Stumpfes (d. h. desjenigen, welcher nach Durchschneidung in Verbindung mit dem Schlundringe stehen bleibt) des lateral-visceralen Konnektivs erzeugt Bewegungen des Pharynx, sowie des Oesophagus. Dies würde darauf hindeuten, daß es Reflexbewegungen dieser Teile gibt, deren

peripherer Ursprung in den Eingeweiden selbst, deren Zentren wahrscheinlich in den stomato-ösophagealen Ganglien gelegen sind.

Reizung des zentralen Stumpfes des linken ersten Kiemennerven bewirkt Zusammenziehung des zweiten Magens. Reizung des zentralen Stumpfes des rechten Kiemennerven soll schwache Darmbewegungen zur Folge haben. Genannte Reflexe haben ihre Zentren in der visceralen Ganglienanhäufung.

Reizung des zentralen Stumpfes der ersten Kiemennerven bewirkt Zusammenziehung des Herzens, was auf die Existenz eines Kiemen-Herzreflexes hindeuten würde.

Innervation der Kieme. Die Kieme besitzt außer ihren eigenen Muskeln, die sie verengern bezw. erweitern können, noch zwei antagonistische Muskeln, die sie nach vorn bezw. nach hinten ziehen. Die Muskelfasern, welche die Kieme verengern, und diejenigen, welche sie nach vorn ziehen, werden vom ersten Kiemennerven motorisch innerviert. Dieser Nerv stammt vom rechten visceralen Ganglion. Die Muskelfasern, welche die Kiemen nach hinten ziehen, und diejenigen, welche vermutlich die Kieme erweitern, werden vom zweiten Kiemennerven, sowie vom Kiemennervenzweig des Geschlechts-Kiemennervenstammes innerviert. Beide entspringen vom linken visceralen Ganglion.

Werden die beiden Nerven nacheinander gereizt, so können die normalen rhythmischen Atembewegungen der Kieme künstlich herbeigeführt werden.

Reizung eines seitlichen Ganglions bewirkt Atemrhythmus der Kieme; Reizung der visceralen Ganglienanhäufung erzeugt dagegen fast immer die Zusammenziehung und die Verlagerung derselben nach vorn.

Jeder antagonistisch wirkende Kiemennerv enthält außer den motorischen (efferenten) Fasern für die entsprechenden Muskeln noch sensible (zu dem Visceralganglion afferente) Nervenfasern, die vielleicht denjenigen Nervenfasern der höheren Tiere entsprechen, welche die Muskeln- und Sehnenempfindungen vermitteln. Denn wird der zentrale Stumpf des einen Kiemennerven gereizt, während sich die Kieme in dem Zustand befindet, in den sie durch die Reizung des peripheren Stumpfes desselben Nerven versetzt würde, so geht sie in den Zustand über, den die periphere Reizung des antagonistischen Nerven herbeiführen würde. Somit erzeugt jegliche Bewegung der Kieme Reize, die die entgegengesetzte Bewegung auslösen.

Innervation der Geschlechtsorgane. Die Geschlechtsorgane besitzen eine dreifache Innervation. Die meisten Teile werden vom linken visceralen Ganglion, der Penis mit seinen Retractormuskeln vom linken ventralen (Pedal-)Ganglion, die Penisscheide vom rechten dorsalen (Zerebral-)Ganglion innerviert.

Reizung des Geschlechtsnervenstammes bewirkt heftige peristaltische Bewegungen des großen hermaphroditischen Ductus und eine Art rhythmischer Pulsationen des Begattungssackes.

Daß die Penisscheide vom Zerebralganglion innerviert wird, erklärt sich daraus, daß sie einen besonderen invaginierten Teil der Kopfregion des Tieres darstellt, die eben unter der Herrschaft der dorsalen Ganglien steht.

Am Penis ist die Rückziehungsbewegung, die von den Mm. retractores bewirkt wird, von den automatischen Bewegungen des (bei

A. depilans) muskulösen Penis selbst zu unterscheiden. Beide Bewegungsarten stehen unter der Herrschaft des rechten ventralen (Pedal-) Ganglions.

Bewegungen des Gesamtkörpers können erhalten werden, wenn die zentralen Stümpfe der lateral-visceralen Konnektive gereizt werden. Hierdurch wird die Existenz von Reflexbewegungen nachgewiesen, die ihre Zentren in den dorsalen und den ventralen Ganglien besitzen und durch von den Eingeweiden herstammende afferente Erregungsimpulse ausgelöst werden.

Reizung der ventralen (Pedal-)Ganglien hat nebst Bewegungen des Mantels Ausscheidung der besonderen Sekrete der Schleim-, Geruchs-, Farbstoff- und BOHADSCHschen Drüsen zur Folge.

2. Das visceralе Nervensystem von *Octopus macropus* und *Eledone moschata* besteht nach BOTTAZZI aus den ventralen stomato-ösophagealen Ganglien (von denen die Oesophagus- und Speicheldrüsennerven abgehen), sowie aus den in der hinteren Gegend der subösophagealen Ganglienmasse gelegenen visceralen Ganglien, aus denen die ein ausgedehntes peripheres Gebiet versorgenden Visceralnerven entspringen. Zu diesen Nervenelementen kommen noch das ganze das Verdauungsrohr auskleidende Nervennetz mit seinem großen Magenganglion, ferner das im Verlauf des Visceralnerven befindliche Herzganglion nebst dem kleinen Ganglion des Kiemenherzens und demjenigen der Kieme hinzu. Innervationszentren der Eingeweide befinden sich ferner in der ganzen Ganglienanhäufung des Schlundringes.

Oesophagus und Kropf werden von den ventralen stomato-ösophagealen Ganglien mit motorischen Nervenfasern versehen, deren Reizung nur selten jenseits des Kropfes und der distalen Strecke des Oesophagus schwache Muskelkontraktion hervorruft. Die übrigen Teile des Verdauungsrohres werden vom Magenganglion und von den Visceralnerven, also vom subösophagealen Visceralganglion versorgt. Die motorische Wirkung des Visceralganglions auf den ganzen Magendarmkanal ist viel mehr ausgesprocben, als die des Magenganglions. Es gibt keine Hemmungsfasern für das Verdauungsrohr.

Die Muskulatur des Tintensackes, sowie seines langen, mit einem erheblichen Grade von Reizbarkeit und Kontraktionsfähigkeit begabten Ausführungsganges wird von den visceralen Nerven, besonders vom linken motorisch innerviert.

Das Kiemenherz und die eigene Kiemenmuskulatur werden ausschließlich mit motorischen Fasern vom Visceralnerven innerviert. Die Atemmuskeln des Mantels und des Fußes (Trichter) werden vom Mantelnerven und vom Trichternerven versorgt. Es gibt jedoch zentrale Mechanismen, durch deren Tätigkeit die rhythmischen Ein- und Ausatmungsbewegungen der Kieme und des Mantels ausgelöst werden.

Die muskelhaltigen Geschlechtsorgane werden von den visceralen Nerven resp. Ganglien mit motorischen Fasern innerviert.

Künstliche direkte Reizung verschiedener Gegenden der Ganglienmasse des Schlundringes hat verschiedenartige, doch stets kompliziertere und zu einem Zweck koordinierte Bewegungen des Gesamttieres zur Folge, was für die weitgehende Kompliziertheit dieses Zentralorgans spricht (das nicht mit Unrecht vom funktionellen Gesichtspunkt aus als Gehirn der Cephalopoden bezeichnet wird). So

bewirkt Reizung der hinteren Gegend der supraösophagealen Ganglienmasse zugleich Fluchtstellung, Beschleunigung der Atembewegungen, Tintenauswurf und ausgedehnte Pigmentierung der Körperoberfläche.

Ferner untersuchte Bottazzi sowohl an Aplysien wie an Cephalopoden die eigentümliche Wirkung des Nikotins nach dem bekannten Verfahren Langleys.

Er fand, daß in der größten Zahl der untersuchten visceralen Ganglien sowohl der Aplysien wie der Cephalopoden die praganglären Fasern in innige Verbindung mit den Zellen der Ganglien treten, da Nikotin den Durchgang der nervösen Erregungsimpulse von den prä- zu den postgangliären Fasern verhindert.

Aus der Gesamtheit der Untersuchungen zieht Bottazzi ferner den Schluß, daß sich bei den Wirbellosen kein Hinweis auf eine Differenzierung eines Nervensystems ergibt, das dem Sympathicus der Wirbeltiere entspräche.

Literatur.

Mollusken.

1. **Baglioni, S.**, *Physiologische Differenzierung verschiedener Mechanismen des Zentralnervensystems. II. Untersuchungen an Eledone moschata und anderen Wirbellosen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 5 (1905), p. 43—65.*
2. — *Ueber das Sauerstoffbedürfnis des Zentralnervensystems bei Seetieren. Ebenda, p. 415—434.*
3. — *Einige physiologische Beobachtungen an einem lebenden Weibchen des Argonauta argo. Ztschr. f. Biol., Bd. 52 (1909), p. 107—114.*
4. — *Zur Physiologie des Geruchsinnes und des Tastsinnes der Seetiere. Ctbl. f. Physiol., Bd. 22 (1908), p. 719.*
5. — *Zur Kenntnis der Leistungen einiger Sinnesorgane (Gesichtssinn, Tastsinn und Geruchsinn) und des Zentralnervensystems der Cephalopoden und Fische. Ztschr. f. Biol., Bd. 53 (1910), p. 255—286.*
6. **Bauer, V.**, *Einführung in die Physiologie der Cephalopoden. Mit besonderer Berücksichtigung der im Mittelmeer häufigen Formen. Mitteil. a. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 19 (1909), p. 149—268.*
7. **Bert, P.**, *Mémoire sur la physiologie de la Seiche. Mémoires de la Soc. des Sc. physiq. et natur. de Bordeaux, T. 5 (1867).*
8. **Bethe, A.**, *Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, Leipzig 1903, p. 113—121.*
9. **Biedermann, W.**, *Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie 19. Mitteil. Ueber das elektromotorische Verhalten des Muschelnerven bei galvanischer Reizung. Sitz.-ber. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien, Bd. 93 (1886), 3. Abt., p. 60.*
10. — *Studien zur vergleichenden Physiologie der peristaltischen Bewegungen II. Die lokomotorischen Wellen der Schneckensohle. Pflügers Arch., Bd. 107 (1905), p. 1—56.*
11. — *Idem. III. Die Innervation der Schneckensohle. Ebenda, Bd. 111 (1906), p. 251—297.*
12. **Boruttau, H.**, *Der Elektrotonus und die phasischen Aktionsströme am marklosen Cephalopodennerven. Pflügers Arch., Bd. 66 (1897), p. 285—307.*
13. — *Elektropathologische Untersuchungen. II. Zur Elektropathologie der marklosen Cephalopodennerven. Ebenda, Bd. 107 (1905), p. 193—206.*
14. **Bottazzi, F.** *(in collaboraz. con* **P. Enriquez***), Ricerche fisiologiche sul sistema nervoso viscerale delle Aplisie e di alcuni Cefalopodi. Riv. di Scienze biol., Vol. 1 (1899), p. 837—924; vgl. auch Arch. ital. de Biol., T. 34 (1900), p. 111—143.*
15. — *Zur Physiologie der periösophagealen Ganglien von Aplysia limacina. Erwiderung. Ztschr. f. Biol., Bd. 41 (1901), p. 493—501.*
16. **Burian, R.**, *Ermüdung und Erholung des Nerven. Nach Untersuchungen an Cephalopoden. VII. intern. Physiologenkongr. Ctbl. f. Physiol., Bd. 21 (1907), p. 495 f.*
17. — *Methodische Bemerkungen über Nervmuskelpräparate von Oktopoden. Ztschr. f. biol. Technik und Methodik, Bd. 1 (1909), p. 136—143.*

18. **Colasanti, G.**, *Anatomische und physiologische Untersuchungen über den Arm der Cephalopoden. Arch. f. Anat., Physiol. und wiss. Med., 1876, p. 480—500; sowie in R. Acc. dei Lincei, 1876.*
19. **Drew, Gilman A.**, *The habits and movements of the Razor-shell Clam, Ensis directus Con. Biol. Bull., Vol. 12 (1907), p. 127—138.*
20. — *The physiology of the nervous system of the Razor-shell Clam (Ensis directus Con.). The Journ. of exper. Zool., Vol. 5 (1908), p. 311—326.*
21. **Fick, A.**, *Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritabelen Substanzen, Braunschweig 1863; sowie in: Gesammelte Schriften, Bd. 3, p. 95—99.*
22. **Fredericq, L.**, *Recherches sur la physiologie du poulpe commun (Octopus vulgaris). Arch. de Zool. expér. et gén., T. 7 (1878), p. 535—584.*
23. **Fröhlich, A.**, *und* **Loewi, O.**, *Scheinbare Speisung der Nervenfaser mit mechanischer Erregbarkeit seitens ihrer Nervenzelle. Ctbl. f. Physiol., Bd. 21 (1907), p. 273—276.*
24. **Fröhlich, Fr. W.**, *Experimentelle Studien am Nervensystem der Mollusken. 1. Das Mantelganglion der Cephalopoden als Reflexorgan. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 10 (1910), p. 384—390.*
25. — *Idem. 2. Die Irreziprozität der Erregungsleitung im Mantelganglion der Cephalopoden. Ebenda, p. 391—396.*
26. — *Idem. 3. Das Sauerstoffbedürfnis des Nervensystems der Cephalopoden. Ebenda, p. 397—417.*
27. — *Idem. 4. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung durch das Mantelganglion der Cephalopoden und seine Nerven. Ebenda, p. 418—430.*
28. — *Idem. 5. Summation, „scheinbare Bahnung", Tonus und Hemmung am Nervensystem der Cephalopoden. Ebenda, p. 436—464.*
29. — *Idem. 6. Die Bedeutung des Strychnins und der Karbolsäure für die Differenzierung verschiedener Mechanismen im Nervensystem. Ebenda, Bd. 11 (1910), p. 94—98.*
30. — *Idem. 8. Ueber den Einfluß der Abkühlung, Kohlensäure und Narkose auf das Mantelganglion der Cephalopoden und seine Nerven. Ebenda, p. 107—114.*
31. — *Idem. 9. Das Sauerstoffbedürfnis des Nervensystems von Aplysia limacina. Ebenda, p. 121—140.*
32. — *Idem. 10. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in den Flügelnerven von Aplysia limacina. Ebenda, p. 141—144.*
33. — *Idem. 11. Die Wirkung von Karbolsäure und Strychnin auf das Nervensystem von Aplysia limacina. Ebenda, p. 269—274.*
34. — *Idem. 12. Summation, „scheinbare Bahnung", Tonus, Hemmung und Rhythmus am Nervensystem von Aplysia limacina. Ebenda, p. 275—316.*
35. — *Idem. 13. Ueber die durch das Pedalganglion von Aplysia limacina vermittelte „Reflexverkettung". Ebenda, p. 351—370.*
36. **Fuchs, S.**, *Ueber den zeitlichen Verlauf des Erregungsvorganges im marklosen Nerven. Sitz-ber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, Bd. 103 (1894), 3. Abt., p. 207—290.*
37. — *Beiträge zur Physiologie des Kreislaufes bei den Cephalopoden. Pflügers Arch., Bd. 60 (1895), p. 173—204.*
38. **Fuchs, R. F.**, *Zur Physiologie der Pigmentzellen, zugleich ein Beitrag zur Funktion des Stellarganglions der Cephalopoden. Arch. f. Entwickelungsmech. d. Org. Bd. 30 (1910), Festschrift f. Prof. Roux, II. T., p. 389—410.*
39. **Heckel, E.**, *De l'action des sels de strychnine sur les Mollusques gastéropodes. C. R. de l'Acad. des Sc. de Paris, T. 88 (1879), p. 918 (zitiert nach Yung).*
40. **Hofmann, F. B.**, *Gibt es in der Muskulatur der Mollusken periphere, kontinuierlich leitende Nervennetze bei Abwesenheit von Ganglienzellen? 1. Untersuchungen an Cephalopoden. Pflügers Arch., Bd. 118 (1907), p. 375—412.*
41. — *Idem. 2. Mitteil. Weitere Untersuchungen an den Chromatophoren der Cephalopoden. Innervation der Mantellappen von Aplysia. Ebenda, Bd. 132 (1910), p. 43—81.*
42. — *Chemische Reizung und Lähmung markloser Nerven und glatter Muskeln wirbelloser Tiere. Untersuchungen an den Chromatophoren der Cephalopoden. Ebenda, p. 82—130.*
43. **Jenkins, O. P.**, *and* **Carlson, A. J.**, *The rate of nervous impulse in certain Molluscs. The Amer. Journ. of Physiol., Vol. 8 (1903), p. 251—268.*
44. **Jordan, H.**, *Die Physiologie der Lokomotion bei Aplysia limacina. Ztschr. f. Biol., Bd. 41 (1901), p. 196—238.*
45. — *Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems bei Pulmonaten. I. Einleitung. Der Tonus. Hypothetische Basis dieser Untersuchungen. Pflügers Arch., Bd. 106 (1905), p. 189—228.*

46. ***Jordan, H.***, *Idem. II. Tonus und Erregbarkeit. Die regulierende Funktion des Cerebralganglion. Ebenda, Bd. 110 (1905), p. 533—597.*
47. — *Ueber reflexarme Tiere. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des zentralen Nervensystems, vornehmlich auf Grund von Versuchen an Ciona intestinalis und Oktopoden. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 7 (1908), p. 86—135.*
48. ***Klemensiewicz, R.***, *Beiträge zur Kenntnis des Farbenwechsels der Cephalopoden. Sitz.-ber. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien, Mathem.-naturw. Klasse, Bd. 78 (1878), Abt. 3, p. 7—50.*
49. ***Künkel, K.***, *Zur Lokomotion unserer Nacktschnecken. Zool. Anz., Bd. 26 (1903), p. 560—566.*
50. ***Magnus, R.***, *Die Pupillenreaktion der Oktopoden. Pflügers Arch., Bd. 92 (1902), p. 623—643.*
51. ***Moglia, A. G.***, *Sul significato funzionale del pigmento nei gangli nervosi dei molluschi gasteropodi. Arch. zool., Vol. 4 (1910), p. 317—334.*
52. ***Phisalix, C.***, *Recherches physiologiques sur les chromatophores des Céphalopodes. Arch. de Physiol. norm. et pathol., T. 4 (1892), p. 209—224.*
53. — *Nouvelles recherches sur les chromatophores des Céphalopodes. Centres inhibitoires du mouvement des tâches pigmentaires. Ebenda, T. 6 (1894), p. 92—100.*
54. ***van Rynberk, G.***, *Ueber den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere (sog. chromatische Hautfunktion). Ergebnisse d. Physiol., 5. Jahrg. (1906), p. 347—572.*
55. ***Simroth***, *Die Bewegung unserer Landschnecken, hauptsächlich erörtert an der Sohle des Limax cinereo-niger. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 32 (1879), p. 305.*
56. — *Ueber das Nervensystem und die Bewegung der deutschen Binnenschnecken. Programm d. Realschule 2. Ordnung zu Leipzig, 1881—1882.*
57. ***Steinach, E.***, *Studien über die Hautfärbung und über den Farbenwechsel der Cephalopoden. Pflügers Arch., Bd. 87 (1901), p. 1—37.*
58. — *Ueber die lokomotorische Funktion des Lichtes bei Cephalopoden. Ebenda, p. 38—41.*
59. ***Steiner J.***, *Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogenese. III. Abt. Die wirbellosen Tiere, Braunschweig 1898.*
60. ***Straub, W.***, *Beiträge zur physiologischen Methodik mariner Tiere. I. Aplysia. Mitteil. a. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 16 (1903—1904), p. 458—468.*
61. ***Vulpian***, *Leçons sur la physiologie générale et comparée du système nerveux, Paris 1866, p. 760 (zitiert nach Yung).*
62. ***v. Uexküll***, *Physiologische Untersuchungen an Eledone moschata. Ztschr. f. Biol., Bd. 28 (1891), p. 550—566.*
63. — *Idem. 2. Die Reflexe des Armes. Ebenda, Bd. 30 (1894), p. 179—183.*
64. — *Idem. 3. Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in den Nerven. Ebenda, p. 317—327.*
65. — *Idem. 4. Zur Analyse des Zentralnervensystems. Ebenda, Bd. 31 (1895), p. 584—609.*
66. ***Yung, É.***, *Recherches expérimentales sur l'action des poisons chez les Céphalopodes. Mitteil. a. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 3 (1882), p. 97.*
67. — *Contributions à l'histoire physiologique de l'escargot (Helix pomatia). Mém. cour. de l'Acad. Roy. de Belgique, T. 49 (1888), p. 1—116.*

VI. Arthropoden (Gliederfüssler).

Das wichtigste morphologische Merkmal dieser Tiere, durch das sie sich von allen übrigen Tieren auszeichnen, besteht in dem Vorhandensein gegliederter Extremitäten, die, aus mehreren miteinander gelenkig verbundenen Abschnitten bestehend und mit einer reichen Muskulatur versehen, die verschiedensten Bewegungen auszuführen vermögen. Tatsächlich dienen sie mannigfachen Funktionen. Ihre primäre Aufgabe ist die Ortsbewegung; die lokomotorischen Gliedmaßen (Pereiopoden oder „Füße") sind langgestreckt und bestehen aus einer großen Zahl gut entwickelter Glieder, die entweder zu Rudern abgeplattet oder zum Zwecke des Kriechens mit Krallen ausgerüstet sind. Sie gehören zum Thorax (Pereion). Außerdem gibt es mit Tastorganen oder andersartigen Sinnesorganen (namentlich Riechorganen) versehene Extremitäten (Antennen); kauende oder Kieferextremitäten (Mandibel und Maxille); Uebergänge zwischen Beinen und Kiefern, Kieferfüße oder Pedes maxillares, die sich bald mehr den Beinen, bald mehr den Kiefern nähern. Sie werden sämtlich vom Kopf getragen. Die dem Abdomen (Pleon) gehörenden Extremitäten schließlich heißen Pedes spurii (Pleopoden) oder Afterfüße, kleine unscheinbare Extremitäten, welche wiederum verschiedenen Funktionen dienen (und auch fehlen können, wie bei den ausgewachsenen Insekten). Sie können als Kiemen oder Kiementräger funktionieren, als Träger der Eier oder zum Uebertragen des Sperma; sie können auch das Schwimmen und Kriechen unterstützen.

Ein anderes wichtiges morphologisches Merkmal, das die Arthropoden mit den Anelliden teilen, ist die deutliche äußere Segmentierung oder Ringelung des Körpers. Zum Unterschied von den Anelliden gibt es aber hier eine weitgehende Heteronomie der Segmente, die bei den niedersten Formen (*Peripatus* und Myriopoden) noch wenig auffällig ist, bei den höher organisierten dagegen zu einer erheblichen Ungleichwertigkeit der Körperabschnitte (Kopf, Thorax und Abdomen) führt (R. HERTWIG).

Auch den Arthropoden ist das für die meisten höheren Wirbellosen charakteristische Nervensystem eigen, das wesentlich aus dem Schlundring und der Bauchmarkkette (Strickleiternervensystem) besteht. Die Masse sowohl der Oberschlund- wie der Bauchmarkganglien erreicht hier jedoch eine weit größere Entwicklung; während die den verschiedenen Segmenten des Tierkörpers entsprechenden einzelnen Ganglien der Bauchmarkkette die Neigung zeigen (namentlich bei den ausgewachsenen Formen), miteinander zu größeren Massen zu verschmelzen, die so weit gehen kann, daß sie eine einheitliche Ganglienanhäufung (wie bei den Krabben) bilden.

Diese Zentralisation und weitgehende Differenzierung, die im Nervensystem der höheren Arthropoden deutlich hervortritt, steht wohl mit der oben erwähnten Eigenschaft der Heteronomie der Körpersegmente in direktem Zusammenhang.

Eine eigentümliche morphologische Eigenschaft des Nervensystems, die zur Lösung funktioneller Fragen herangezogen wurde, betrifft die periphere Innervation der Skelettmuskeln. Es wurde nämlich an verschiedenen Objekten (namentlich zuerst am Oeffnungsmuskel der Krebsschere, dann an sämtlichen übrigen Skelettmuskeln von *Astacus fluviatilis*, den Bein- und Thoraxmuskeln von *Hydrophilus piceus*, sämtlichen Muskeln von *Dytiscus marginalis*, von *Decticus*, der Körpermuskulatur der Raupen usw.) festgestellt, daß die einzelnen Muskelfasern regelmäßig von zwei Nervenelementen getrennten zentralen Ursprungs innerviert werden (sogenannte Doppelinnervation der Arthropodenmuskeln, vgl. MANGOLD, 55, 56). Einige Physiologen glauben die eine Faserart als motorische, die andere als Hemmungsnerven deuten zu dürfen.

Mit wohlentwickelten Sinnesorganen einerseits (es seien nur die Augen, die Statocysten und die an den Antennen befindlichen Tast- und chemischen Sinnes-

organe erwähnt) und mit einem recht komplizierten Muskelsystem andererseits versehen, bieten die Arthropoden eine überaus reiche Fülle von Reflexen und verwickelten Handlungen, die den Naturforscher stets zur Bewunderung zwingen und ihm bei dem Versuch einer analytischen Erkenntnis große Schwierigkeiten bereiten, wie dies z. B. besonders bei Ameisen und Bienen der Fall ist.

Zwecks einer möglichst übersichtlichen Darstellung der in unserem Gebiete bisher gewonnenen Ergebnisse wollen wir der üblichen systematischen Einteilung (R. Hertwig) der Arthropoden folgen, indem wir zuerst die Crustaceen (Krebstiere) und dann die Tracheaten in Betracht ziehen. Die ersteren sind Wasserbewohner, während die letzteren meist am Land leben und Luftatmer sind. Von den zahllosen Individuen dieses hochwichtigen Tierstammes wurden zu physiologischen Untersuchungen am Nervensystem eigentlich beinahe nur die großen Crustaceen verwertet. Die biologisch so wunderbaren Insekten scheinen allerdings wegen ihrer verhältnismäßig geringeren Dimensionen für derartige vivisektorische Untersuchungen weniger geeignet zu sein.

I. Crustaceen.

Besonders am Nervensystem der Decapoden, die nach R. Hertwig die höchste Organisationsstufe der Klasse der Crustaceen



Fig. 30.

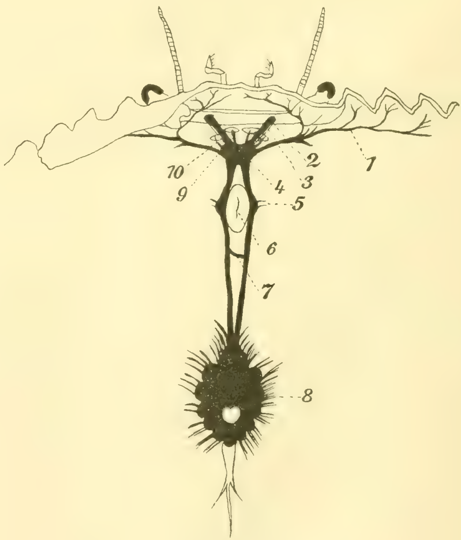


Fig. 31.

Fig. 30. Nervensystem des Flußkrebses. (Kükenthal.)

Fig. 31. Nervensystem von *Carcinus maenas* (nach A. Bethe). *1* N. tegumentarius, *2* Opticus, *3* Oculomotorius, *4* Gehirn (Oberschlundganglion), *5* Schlundganglion, *6* Oesophagus, *7* quere Kommissur, *8* Bauchmark, *9* Antennarius I, *10* Antennarius II.

darstellen, haben die Physiologen ihre Untersuchungen ausgeführt. Von den Macruren wurde namentlich der Flußkrebs (*Astacus fluviatilis*) und von den Brachyuren die Krabbe (*Carcinus maenas*) als Versuchsobjekte verwertet.

Morphologisches. Das Nervensystem besteht aus der Oberschlundganglienmasse und aus dem Bauchmark, das mit der ersteren durch lange Schlundkommissuren verbunden ist. Das Bauchmark hat bei den Makruren und den Brachyuren einen verschiedenen Bau. Bei den Langschwänzen ist es eine gegliederte Ganglienkette mit 6 Ganglien des Cephalothorax und 6 Ganglien des Abdomens (vgl. Fig. 30), bei den Kurzschwänzen dagegen fließen alle Ganglien in einen großen Brustknoten zusammen (Fig. 31).

A. Nervensystem der animalen Funktionen.

a) Leistungen des Nervensystems.

Am unversehrten Nervensystem, zur Analyse der die verschiedenen Reflexe auslösenden Bedingungen, ausgeführte Untersuchungen.

Eine erste eingehende Beschreibung der verschiedenen elementaren sowie zusammengesetzten Reflexakte von *Carcinus maenas* verdanken wir A. Bethe (5), der auch die peripheren und zentralen Bedingungen des Zustandekommens derselben einigermaßen analytisch festzustellen suchte. Hier seien nun zunächst namentlich die Angaben Bethes erwähnt.

1. Kopfreflexe. *α*) Druckreize. Hierher gehören die Bewegungen, die in den ersten, den zweiten Antennen, sowie in den Augen reflektorisch ausgelöst werden können. Am Kopfteil läßt sich ein Gebiet der Chitinbekleidung (welches die anatomische Untersuchung als das Ausbreitungsgebiet des N. tegumentarius, s. Fig. 31 erkennen läßt) feststellen, von dem aus charakteristische Reaktionen der Kopfanhänge erzielt werden. Es dehnt sich zwischen den dritten Zähnen des Vorderrandes aus und erstreckt sich auf der Oberseite bis zu den halbmondförmigen Einsenkungen, auf der Unterseite bis zum Munde nach hinten. Der Unterschied von den übrigen Stellen der Körperoberfläche besteht in dem absoluten Werte der Reizschwelle. Während nämlich an anderen Stellen ein ziemlich starker Reiz notwendig ist, um Reflexe der Kopfanhänge herbeizuführen, genügt hier eine leise Berührung mit einer Borste. Die Reflexbewegungen bestehen in der Einziehung der ersten Antenne und des Auges derjenigen Seite, auf der der Reiz appliziert wird. Bei etwas stärkerem Berühren werden beide ersten Antennen, das Auge und die zweite Antenne derselben Seite eingeklappt. Bei noch etwas verstärktem Reiz (Berühren mit einer Nadel) wird außerdem noch das Auge der anderen Seite eingeklappt. Um auch die gekreuzte zweite Antenne zum Einziehen zu bringen, bedarf es ziemlich starker mechanischer Reize. In der Mittellinie befindet sich eine etwa 1 mm breite Zone, bei deren schwacher Reizung schon die Reflexe beiderseitig eintreten.

Bei Berührung eines Auges werden beide erste Antennen und das betroffene Auge eingezogen. Stärkerer Reiz bewirkt daneben Einziehung der zweiten Antenne und seltener des gekreuztes Auges,

nie der gekreuzten zweiten Antenne. Nach mehrmals wiederholtem Reiz fährt die zweite Antenne einige Male über das gereizte Auge hin.

Mechanische Reizung der Antennen selbst löst ebenfalls reflektorische Bewegungen der Kopfanhänge aus. Die ersten Antennen sind die am leichtesten reagierenden Organe des ganzen Tieres. Nähert man ihnen vorsichtig eine Borste, so werden sie gewöhnlich schon zurückgezogen, ehe sie überhaupt berührt werden, allein durch die schwache Bewegung des Wassers gereizt, welche die Annäherung des Gegenstandes erzeugt. Berührt man eine der ersten Antennen etwas derber, so wird auch das Auge derselben Seite, bei stärkerem Reiz auch das gekreuzte Auge eingezogen. Bei leiser Berührung einer zweiten Antenne werden die ersten Antennen immer eingezogen, die gekreuzten etwas später als die derselben Seite. Eine Reaktion der zweiten Antenne selbst und der Augen tritt nur auf stärkere Reize hin auf.

Einziehung der ersten Antenne kann schließlich auch durch Reizung des Thorax leicht hervorgerufen werden. Auch die Augen können durch starkes Kneifen einer Extremität zur Einziehung gebracht werden.

β) Lichtreize. „Wirft man mit einem Spiegelchen plötzlich Licht auf die Augen, so werden die ersten Antennen immer eingezogen und meist die Augen schnell eingeklappt und wieder vorgestreckt, manchmal mehrere Mal schnell hintereinander, wie ein Mensch, der bei plötzlicher heller Beleuchtung mit den Augen zwinkert. Bewegt man einen dunklen Gegend über das Wasser hin, so tritt selten eine Einziehung der Augen ein, immer aber Einziehung der ersten Antennen. Nähert man den Gegenstand von der Seite her, so daß die Zustandsänderung hauptsächlich nur das eine Auge betrifft, so wird meist nur die erste Antenne dieser Seite eingezogen. Bei großen Gegenständen kann die Bewegung ziemlich langsam sein, um noch eine Reaktion auszulösen. Je kleiner der Gegenstand, desto schneller muß er bewegt werden.“

2. Kompliziertere Augenbewegungen. Daß die Augen aktive Kompensationsbewegungen auf passive Drehbewegungen des Gesamtkörpers ausführen, wurde zuerst von Clark (22, 23) an mehreren amerikanischen Krebsen und bald darauf von Bethe (5) an mehreren europäischen Crustaceen gezeigt. Ihr Zusammenhang mit den am Basalgliede beider ersten Antennen befindlichen Statocysten wurde ebenfalls von denselben Forschern experimentell nachgewiesen.

[Am Krebse wurden sie dann von Lyon (54) untersucht, welcher jedoch fand, daß sie nicht bloß von Statocystenerregungen, sondern auch zum Teil von Gesichtserregungen und von andersartigen Körpererregungen abhängig sind.]

Bei aktiver seitlicher Bewegung (d. h. bei spontanen oder durch Reizanbringung künstlich ausgelösten Lokomotionsbewegungen) bewegen sich die Augen von *Carcinus maenas* im Gegensatz zur seitlichen Verschiebung bei passiver Rotation in der Bewegungsrichtung (Bethe).

3. Die Ruhelage. In der Ruhelage sind die Beine meist dicht an den Körper angezogen (selten gespreizt) und der Körper liegt dem Boden auf. Die einzige sichtbare Bewegung ist das Spielen der Antennen. Gewöhnlich liegen die Krabben mit dem Hinterrand des Thorax an einer Wand, einem Stein verborgen, vor allem auch gern mit dem

Hinterteil in einem Winkel des Bassins. Durch helle Beleuchtung ihres Verstecks kann man sie zum Verlassen desselben bringen. Diese im Tierreich weit verbreitete Eigenschaft, sich zu verhüllen oder zu verstecken, bezeichnet BETHE mit dem Namen Kalyptrotropismus (von ἡ καλύπτρα = die Decke, die Hülle). Tiere, deren Augen geschwärzt sind, zeigen noch diese Eigenschaft, welche also von Gesichtsempfindungen (mit Unrecht als Phototropismus bezeichnet) unabhängig ist.

4. Lokomotionsbewegungen. Der Gang von *Carcinus* ist bekanntlich vorwiegend rein seitlich, wobei die Füße einer Seite „Zieher“ und die der anderen Seite „Schieber“ sind. Er kann entweder spontan wie reflektorisch durch Reize ausgelöst werden. Bei mechanischer und photischer Reizung tritt der Gang (Fluchtreflex) immer nach der dem Reizort entgegengesetzten Seite ein. Nähert man ziemlich schnell von rechts einen größeren Gegenstand oder macht man eine schnelle Bewegung mit der Hand von rechts auf das Tier zu, so läuft es nach links, führt man während des Laufens einen Gegenstand von links heran, so ändert sich der Gang plötzlich in Rechtsgang um. Ein Umdrehen des Tieres wird dabei nie beobachtet.

Zum Zustandekommen der Gehbewegungen dürfte die Berührung der Beine mit dem Boden nicht notwendig sein. Hängt man nämlich ein Tier an einen Faden auf, so fängt es an mit den Beinen zu strampeln. Mitunter erkennt man dabei, daß die Bewegungen dieselbe koordinierte Reihenfolge zeigen, wie sie bei einigen normalen Gangarten zutage tritt.

Der Reflex, daß immer bei einseitiger Reizung das Tier nach der entgegengesetzten Seite flieht, ist „überaus fest im Zentralorgan vorgebildet“. Amputiert man einem Tier auf der rechten Seite alle Beine und die Scheren, so ist der Gang nach dieser Seite hin außerordentlich erschwert, während der Gang nach der linken Seite noch ganz gut erfolgt. Spontan geht das Tier auch immer nach links. Berührt man es aber auf der linken Seite, so arbeitet es mit den Beinen stemmend nach der rechten Seite hin. Auch auf photische, links angebrachte Reize tritt anhaltend der Versuch, nach rechts zu fliehen, ein.

Auch *Carcinus* beantwortet schließlich passive mittels der Drehscheibe herbeigeführte Bewegungen des Gesamtkörpers mit kompensierenden Bewegungen der Beine.

Schwimmen. *Carcinus* ist nur ein sehr mäßiger Schwimmer. Beim Schwimmen ist nur das letzte Beinpaar tätig.

(Eingraben. Einige Krabben vermögen sich einer drohenden Gefahr dadurch rasch zu entziehen, daß sie durch geeignete Bewegungen namentlich ihres abgeplatteten letzten Beinpaares unter dem Sand des Meeresbodens verschwinden, wie ich dies an den Adriatischen Küsten im freien. Meere des öfteren sehen konnte.)

5. Aufbäumreflex. Mit diesem Namen belegt BETHE einen eigentümlichen Reflex, der auf bestimmte photische oder mechanische Reize besonders bei kräftigen und frischen Männchen auftritt. „Er besteht darin, daß sich das Tier mit dem Vorderteil aufrichtet, so daß die Körperachse im Winkel von 45° und mehr zur Horizontalen geneigt ist. Die Beine strecken sich ganz aus, das erste Paar greift schräg nach vorn, das zweite und dritte nach der Seite und das vierte nach hinten, so daß

sich das Tier in sehr stabilem Gleichgewicht befindet. Die Scheren werden gespreizt und erhoben. Dieser Reflex tritt immer auf, wenn man den Rücken oder den Kopf in der Mittellinie berührt oder wenn man einen Gegenstand von vorn gerade auf das Tier zu bewegt. . . . Beim ersten Bewegen auf das Tier zu findet oft nur eine Zuckung in allen Gliedmaßen statt; . . . nähert man nochmals den Gegenstand, so tritt der Aufbäumreflex ein. Nähert man den Gegenstand bis auf einige Zentimeter, so schlagen die Scheren mit Gewalt auf ihn ein. Ja, der Reflex kann sich so steigern (bei mehrmaliger Annäherung und Wiederentfernung), daß das Tier hochspringt und nach dem Gegenstand schlägt; meist verfehlt jedoch der Scherenschlag sein Ziel."

Offenbar ist dieser Reflex also ein Verteidigungsreflex.

6. Starrkrampfreflex. Der Reflex wird hervorgerufen, wenn man ein Tier über den Rücken faßt und vom Boden erhebt. Die Beine und Scheren strecken sich exzessiv nach allen Seiten aus und verharren bewegungslos. Alle Muskeln sind so krampfartig angespannt, daß man die Beine oft kaum biegen kann, ohne sie zu zerbrechen. Der krampfartige Zustand dauert oft lange Zeit an; man kann das Tier auf den Kopf stellen, auf den Rücken legen, es bleibt (oft Minuten lang) unbewegt mit den gespreizten Gliedmaßen liegen. Der Zweck dieses Reflexes wäre nach Bethe der, die Tiere vor dem Gefressenwerden durch größere Tiere zu schützen.

7. Eierschutzreflex. Hauptsächlich bei Weibchen erhält man nach demselben Reiz (Fassen über den Rücken und Hochheben) einen Reflex, „der in bezug auf die Haltung der Extremitäten genau entgegengesetzt ist, mit dem Starrkrampfreflex aber die Reaktionslosigkeit und die starke tonische Spannung der Muskulatur gemeinsam hat, wenn sie auch nicht so exzessiv ist". Dabei werden die Beine und Scheren über das Abdomen flektiert. Die biologische Bedeutung dieses Reflexes wäre der, dem Schutze der Eier zu dienen, weshalb Bethe ihn als Eierschutzreflex bezeichnet.

Eine Erscheinung, die wahrscheinlich mit diesem Reflex identisch ist, wurde zuerst von Czermak (25, 26) an Flußkrebsen beschrieben und dann von Danilewsky und Verworn (79) bestätigt und weiter untersucht. Diese Tiere lassen sich in den verschiedensten, vielfach in ganz grotesken Zwangslagen bewegungslos machen, wenn man sie lange genug an ihren Befreiungsversuchen verhindert. Freilich (fügt Verworn hinzu) muß man beim Flußkrebs diese Bewegungen oft sehr lange unterdrücken, bis allmählich völlige Bewegunglosigkeit eintritt, die dann einige Minuten bis länger als eine Stunde dauern kann. Eine sehr abnorme Stellung ist außer der Rückenlage beim Flußkrebs die Kopfstellung, bei welcher der Krebs auf den beiden großen Scheren und dem Nasenstachel als Stützpunkt ruht (vgl. Fig. 32). Das Aufstehen geschieht teils spontan, teils auf Anstoßen hin. „Indessen ist es mir selbst (schreibt Verworn) einige Male vorgekommen, daß es 5—10 Minuten dauerte, bis ein Krebs, der schon längere Zeit auf dem Kopf gestanden hatte, trotz aller erdenklichen Bemühungen meinerseits, trotz Zerren, Stoßen, Schütteln, ins-Wasser-werfen etc. seine Beweglichkeit wieder gewann".

Bekanntlich wurde diese Erscheinung vielfach als ein der menschlichen Hypnose ähnlicher Zustand gedeutet. Diese Aehnlichkeit ist

jedoch nach den Untersuchungen VERWORNS sicher nur eine rein äußerliche; die Erscheinung ist vielmehr ihrem Wesen nach als tonischer Reflex aufzufassen, und mit der bei den Arthropoden weit verbreiteten, doch wenig erforschten sogenannten „Totstellung“ eng verwandt.





Fig. 32. Flußkrebse in abnormen Stellungen bewegungslos gemacht (M. VERWORN).

8. Verteidigungsreflexe und Autotomie. Hält man einen *Carcinus* am Bein fest, so antwortet er zunächst mit energischen Fluchtversuchen nach der entgegengesetzten Seite. Darauf stemmt er mit den benachbarten Beinen gegen die Hand an und zieht zu gleicher Zeit das gefaßte Bein an. Bleibt dies erfolglos, so kommt die Schere derselben Seite hinzu und zwickt die Hand. Wenn auch das ohne Erfolg bleibt, so dreht er sich halb nach vorn herum, so daß auch die gekreuzte Schere an der Verteidigung teilnehmen kann. Der Reflex des Zukneifens wird von der Innenseite der Scherenarme ausgelöst; erst wenn ein fester Gegenstand die Innenseite eines Scherenarmes oder die eine Scherenspitze berührt, wird zugekniffen. Um diesen Zukneifreflex elektrisch auszulösen, muß man sehr schwache Ströme anwenden. Geht die Stromstärke über ein gewisses Maß hinaus, so wird die Schere nicht geschlossen, sondern noch mehr geöffnet und heftig zurückgezogen. Auch stärkere mechanische Reize (Kneipen) können unter Umständen den Zukneifreflex der Scheren hemmen, die dann geöffnet und zurückgezogen werden (BETHE).

Der Autotomiereflex wurde von BETHE an *Carcinus* oft beobachtet, doch nicht weiter nach seinem Wesen untersucht. Von diesem Reflex und dessen Bedingungen wird weiter unten die Rede sein.

9. Der Umdrehreflex erfolgt hier, indem das auf den Rücken gelegte Tier sofort das letzte Beinpaar flach und ziemlich stark gekrümmt unter den Rücken legt, das vorletzte Paar nach beiden Seiten auf den Boden greifen läßt. Indem nun beide Beinpaare gegen den Boden anstemmen, dreht sich der Körper über das Abdomen zur Bauchlage zurück. Hemmung des Reflexes ist schwer

zu erzielen. „Reizt man gleich nach seinem Eintritt das Abdomen, so erfahren gleich alle Beine und die Scheren zur Abwehr an die Reizstelle, die letzten Beine bleiben aber in Umdrehstellung, falls der Reiz nicht sehr stark ist.“ Bei dem oft vorkommenden Verlust der eigentlichen Umdrehbeine geht der Reflex in anderer Weise vor sich, als es für das unverletzte Tier typisch ist. Die eigentlichen Umdrehbeine sind jedenfalls die des letzten Beinpaares, akzessorische die des vorletzten Paares. Als Ersatz kann das zweite Beinpaar und die Schere in Funktion treten, sind aber allein zur Drehung ungeeignet. Das erste Beinpaar hat keinen Anteil.

Hin und wieder sieht man ein normales Tier sich statt über das Abdomen über den Kopf umdrehen, indem das letzte Beinpaar nicht unter den Rücken gesetzt wird, sondern nach hinten stemmt.

10. Nahrungsaufnahme. Bei der Aufsuchung der Nahrung folgt *Carcinus* nach Bethes Versuchen (im Gegensatz zu Nagels Angaben) hauptsächlich dem chemischen Reiz. „Das Auge spielt dabei gar keine oder nur eine sehr geringe Rolle. Wirft man in ein großes Bassin, in dem sich einige *Carcinus* befinden, ein Stück Fischfleisch oder Pektenovarium, so reagieren die Tiere, auch die, welche die Augen dem herabsinkenden Stück zugewandt haben, zunächst gar nicht. Nach einigen Sekunden beginnen aber die zunächst sitzenden mit ihren Antennen schneller zu schlagen und die Maxillarfüße hin und her zu bewegen. Je weiter die Tiere von dem Fleischstück entfernt sind, desto später beginnen sie mit diesen Bewegungen, aber es genügt ein einziges 1 ccm großes Fleischstück, um viele Dutzend *Carcinus*, welche sich in einem Bassin von etwa 1 cbm Wasserinhalt befinden, zur Reaktion zu bringen. Ja, man braucht nur einen Tropfen Fleischsaft hineinfallen zu lassen oder mit der Hand, die ein Stück Fleisch berührt hat, durchs Wasser zu fahren, um alle Tiere in Aufregung zu bringen. Am besten ließ sich konstatieren, daß es tatsächlich nur die löslichen Stoffe der Nahrung, also chemische Reize sind, welche diese typische Reaktion hervorbringen, wenn ich geblendete Tiere benutzte . . .

„Hat man in ein Bassin ein Stück Fleisch geworfen, so fangen die Tiere kurze Zeit nach Eintritt der beschriebenen Reaktion zu geben an, und zwar meist in ziemlich direkter Linie auf das Fleischstück zu. Daß hierbei das Auge keine Rolle spielt, geht daraus hervor, daß auch geblendete Tiere ebenso sicher auf die Nahrung losmarschieren (oft auf eine Entfernung von $^1/_2$ m und mehr), und daß ungeblendete sehr häufig einige Zentimeter über das auf dem Boden liegende Stück fortgehen. Sie machen dann gewöhnlich plötzlich Halt und fahren mit den Scheren zwischen ihren Beinen hindurch nach hinten, um mit oft erstaunlicher Sicherheit das Stück zu erfassen. Dieses zuerst sonderbar erscheinende Verhalten erklärt sich leicht daraus, daß, wie Milne Edwards nachgewiesen hat, der Strom des Atemwassers, durch zwei im vorderen Atemkanal gelegene Appendices valvulares des zweiten Maxillarfußpaares in Bewegung gesetzt, von hinten nach vorn geht. Die von dem Fleischstück ausgehenden chemischen Stoffe treffen also erst dann am konzentriertesten die Antennen und Mundwerkzeuge, wenn die hinteren Oeffnungen der Atemkammern, durch die das Wasser einströmt, über dem Fleischstück sich befinden. Legt man in gleicher Entfernung ein Stück

Fleisch vor und hinter das Tier, so wird immer das hinter dem Tier liegende ergriffen, auch dann sogar, wenn das vorderste näher liegt . . .

„Schleift man ein Stück Fleisch auf den Steinen, die den Boden des Aquariums bedecken, hin, so folgt ein *Carcinus* dieser Spur und hebt oft jeden Stein, der in Berührung mit dem Fleisch gewesen ist, auf, führt ihn zum Munde, wirft ihn aber sofort nach Berührung der Maxillarfüße fort, bis er schließlich das Fleischstück findet . . . Fließpapier, das mit Fleisch in Berührung gewesen ist, wird ergriffen, gekaut und geschluckt. Der Körper muß also eine gewisse Weichheit haben, und zwar ist der Sitz dieser Tangorezeption nicht das ergreifende, die Schere, sondern das kauende Organ, die Maxillarfüße.“

Eine willkommene Ergänzung erfuhren unsere Kenntnisse über die Leistungen des Nervensystems der dekapoden Krebse durch die kürzlich erschienenen Untersuchungen F. Dofleins (30), der namentlich an *Leander xiphias* und *Leander treillanus* (Garneelenarten) eine Reihe Reflexe feststellen konnte, die im folgenden kurz angeführt werden sollen.

1. Wie alle am Boden beweglichen Tiere, so haben auch die Leanderarten eine typische Ruhestellung, die sie nur dann einnehmen, wenn sie durch keinerlei Veränderungen in ihrer Umgebung beunruhigt sind. Fig. 33 veranschaulicht diese Ruhestellung.

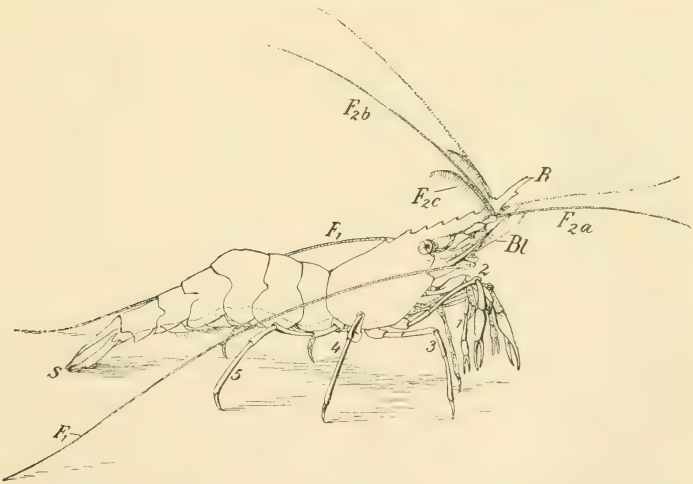


Fig. 33. Ruhestellung von *Leander xiphias*. *1—5* Thorakalbeine, *S* Schwanzfächer, *R* Rostrum, *Bl* Blattanhänge der äußeren Antennen, F_1 Geißeln der äußeren Antennen. F_2a, F_2b, F_2c Geißeln der inneren Antennen. (F. Doflein.)

2. Erfolgt irgendeine Veränderung in der Umgebung des Tieres, welche einen Reiz ausübt, so geht das Tier in eine andere Stellung über, die nach der Stärke des Reizes verschieden ist. Ist der Reiz sehr stark oder wiederholt er sich oft, so tritt der „Aufbäume-

reflex“ ein. Dabei werden die Antennenfäden nach vorn gerichtet, das Tier kehrt seine Front der Richtung zu, von welcher der Reiz es getroffen hat. Die Beine werden weit abgespreizt, ebenso die Scherenfüße, deren Scheren weit geöffnet werden. Der ganze Körper nimmt eine schief nach oben gerichtete Stellung ein, wobei er in der Regel den Boden noch mit dem Ende des Schwanzfächers berührt. In dieser Stellung verharrt das Tier krampfartig, um auf einen schwächeren Reiz hin auf den sich annähernden Gegenstand loszufahren, bei stärkerem Reiz durch Rückstoßbewegung zu fliehen (s. u.).

3. Auf Reize von mittlerer Stärke nimmt das Tier eine Stellung ein, die Doflein als „Bereitschaftsstellung“ bezeichnet. Das Tier berührt dann nur noch mit den Enden der letzten Beinpaare den Boden. Es duckt sich, indem es die Gelenke der Beine stärker abbiegt, der Schwanzfächer wird über den Boden gehoben, der ganze Körper nimmt dadurch eine geradgestreckte Haltung ein. Während der Faden der äußeren Antennen nach hinten gerichtet bleibt, bewegen sich der lange und ganz kurze Faden der inneren Antennen meist etwas nach vorn. Das vorderste Beinpaar wird nach vorn gestreckt, ebenso die beiden Scherenfüße, deren Scheren meist weit geöffnet werden.

Je nach der Stärke des Reizes finden sich Uebergänge zwischen dieser Bereitschaftsstellung und der Ruhestellung einerseits sowie dem Aufbäumereflex andererseits. Das Tier kann aus der Bereitschaftsstellung zu Angriff oder Flucht übergehen, ohne daß der Aufbäumereflex eingetreten wäre.

4. Von Zeit zu Zeit setzt sich die Garneele in Bewegung. Sie nimmt dabei zunächst die Bereitschaftsstellung ein und geht langsam auf dem Boden einher, wobei man deutlich den Eindruck hat, als suche das Tier die Umgebung ab. Deshalb bezeichnet Doflein diese Bewegungsart als „Suchgang“. Dabei wird das Kopfende des Tieres gehoben, der ganze Körper etwa parallel dem Boden gehalten. Der Schwanzfächer ist gehoben und gespreizt, etwas schief nach oben gerichtet. Die Bewegung erfolgt nur auf den vier hinteren Beinen, welche hochgehoben, d. h. nur schwach abgeknickt sind.

5. Die Tiere vermögen aber noch Schwimmbewegungen auszuführen, von denen Doflein zwei verschiedene Arten beschreibt.

α) Bei der ersten Art des Schwimmens wirken die fünf Paare Abdominalbeine (Pleopoden) als Ruder. Solange das Tier auf dem Boden bleibt, sind diese Beine gegen die untere Seite des Abdomens geklappt. Es kommt jedoch vor, daß auch dann einzelne Abdominalbeine ganz langsam bewegt werden. (Dadurch wird das Tier nicht einmal erschüttert: die langsame Bewegung führt einen Wasserwechsel in der Umgebung des Tieres herbei, wodurch sein Atemwasser erneut wird.) Zum Schwimmen gehen die Tiere meist aus der Bereitschaftsstellung über. Während der Bereitschaft sind die Pleopoden oft etwas abgehoben und beginnen sofort ihr Spiel, wenn das Tier sich anschickt, Schwimmbewegungen auszuführen. Vor dem Aufsteigen wird das Abdomen eingekrümmt, der Schwanzfächer weit gespreizt und es erfolgen starke Schläge nach hinten mit sämtlichen Pleopoden. Dadurch wird das Kopfende des Tieres nach oben gerichtet, das Abdomen wird dann wieder gestreckt, der Kopf bleibt senkrecht nach oben gerichtet, und es erfolgt senkrechtes Aufsteigen durch reine Schwimmbewegungen. Nach einiger Zeit erfolgt durch kurzes Anziehen des Abdomens und

weites Spreizen des Schwanzfächers Uebergang in die wagerechte Stellung, in welcher das Tier eine Zeitlang schwimmen kann (Fig. 34). Meist aber erfolgt nach kurzer Zeit Geradestrecken des Körpers, die Pleopoden pausieren, es wird dann unter Anziehen der Beine durch Uebergewicht das Kopfende gesenkt, dann erfolgen wieder kräftige Pleopodenschläge und auf diese Weise aktives Absteigen des Tieres. Erst in der Nähe des Bodens in 2—5 cm Abstand beginnt rein passives Absinken durch Aufhören jeglicher Bewegung.

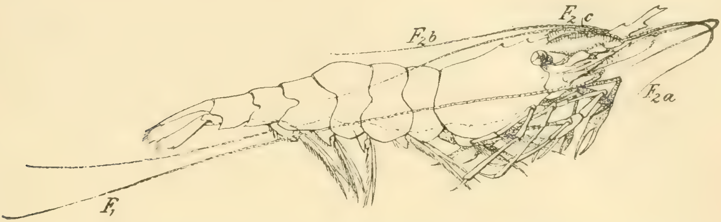


Fig. 34. *Leander xiphias* beim Vorwärtsschwimmen. Die Geißeln der Antennen F_1 und F_2a—c sind durch den Wasserdruck nach hinten umgebogen. (F. Doflein.)

β) Die zweite Art des Schwimmens ist [ähnlich wie bei den Cephalopoden (vgl. p. 213) und den Mysiden (p. 269)] eine rückwärts gerichtete rasche Fluchtbewegung, die durch Rückstoß auf schädliche Reize hin erfolgt. Deshalb wird sie von Doflein Schreck- oder Fluchtreaktion genannt. Auch dieser Fluchtbewegung geht die Annahme der Bereitschaftsstellung in der Regel voraus. Es erfolgt dann ein plötzliches Einklappen des Abdomens und sodann ein rasches Strecken desselben, das Tier schießt mit der Schwanzspitze voraus durch das Wasser (Fig. 35 A). Beim Rückstoßschwimmen ist der Schwanzfächer halb zusammengeklappt, beim Aufhören der Rückwärtsbewegung jedoch wird er weit ausgebreitet. Zu gleicher Zeit werden die sämtlichen Beine weit vom Körper abgespreizt (Fig. 35 B). Dadurch entsteht ein kurzes Schweben, worauf das Tier entweder eine neue Fluchtbewegung ausführt oder langsam zu Boden sinkt, oder aber auch durch Bewegungen der Pleopoden nach einer gegebenen Richtung vorwärtsschwimmt.

Am leichtesten wird der Rückwärtssprung durch von vorn kommende Reize ausgelöst. Ein Stoß mit einem Stäbchen, der von vorn gegen das Rostrum oder gegen die Antennen ausgeführt wird, löst sofort den Sprungreflex aus. Bei *Leander treillanus* lösten Stöße von hinten gegen das Abdomen, selbst wenn sie stark waren, keinen Sprungreflex aus. Der Schwanzfächer ist jedoch auch bei diesem Tier empfindlicher. *Leander xiphias* dagegen springt meist im Winkel seitwärts — rückwärts, wenn er von hinten mit dem Glasstab auf dem Rücken des Abdomens oder dem Schwanzfächer ziemlich stark gereizt (geschlagen) wird.

6. Auf mechanische (Druck-)Reize, die auf die verschiedenen Gegenden ihres Körpers begrenzt einwirken und namentlich durch die zahlreichen Haare empfunden werden, reagieren diese Tiere

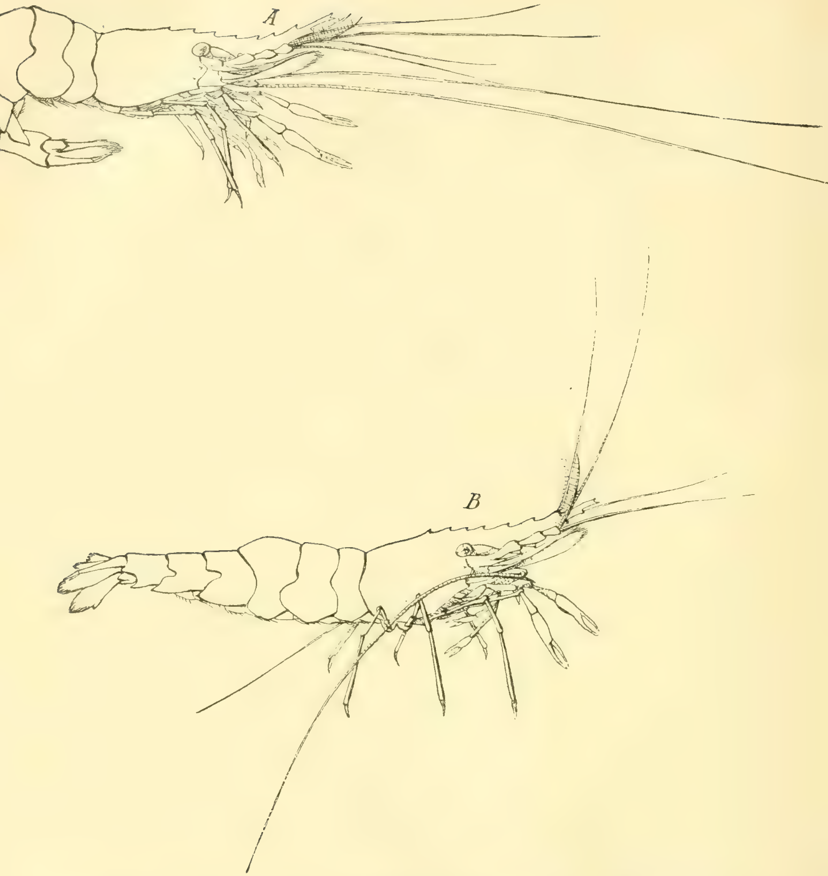


Fig. 35. Zwei Phasen des Rückstoßschwimmens bei *Leander xiphias*. *A* Haltung während des Rückwärtssprunges. *B* Haltung während des Absinkens mit abgespreizten Körperteilen. (F. Doflein.)

mit mannigfaltigen Reflexen. Hierher gehören vor allem die fast ununterbrochen, an den verschiedensten Gegenden des Körpers vollführten Putzbewegungen aller Crustaceen, ja sogar aller Arthropoden. Dadurch erscheinen diese Tiere an ihrem ganzen Körper immer sehr sauber. Hierzu werden gewöhnlich alle Beinpaare nach Bedarf benützt; bei einigen Crustaceen (wie z. B. bei den *Leander*-Arten) haben sich jedoch besondere Beinpaare (die sogenannten Putzscheren) ad hoc differenziert. Nebenstehende Abbildung (Fig. 36) und die folgende Beschreibung Dofleins veranschaulichen recht gut diese eigentümlichen Reflexakte der Garnelen. Das kleine Scherenpaar der

Leander-Arten sitzt auf langen, sehr beweglichen Stielen. Mit denselben kann es an alle möglichen Teile des Körpers gelangen. Bei von dem Experimentator verursachten Verwundungen langen die Tiere sofort mit den Putzscheren an die blutigen Stellen hin, tasten und wischen sie ab. Auch nach dem Fressen, oder wenn das Tier sich sonstwie beschmutzt hat, findet man es alsbald in emsigster Putztätigkeit. Man sieht die Tiere mit den Putzscheren anhängende Schmutzpartikel abzupfen, sie fahren zwischen Borsten und Gelenken hinein, und vielfach kann man sogar feststellen, daß sie die Putzscheren in geschlossenem Zustande anwenden, indem sie an den zu reinigenden Körperteilen hin und her fahren. Die Putzscheren sind nämlich an ihren Außenkanten mit einigen starren Borsten versehen. Diese wirken direkt wie eine Bürste, wenn das Tier mit geschlossener Putzschere hin und her reibt. Und so kann man die Tiere einen Teil ihres Körpers nach dem anderen reinigen sehen; sie putzen die

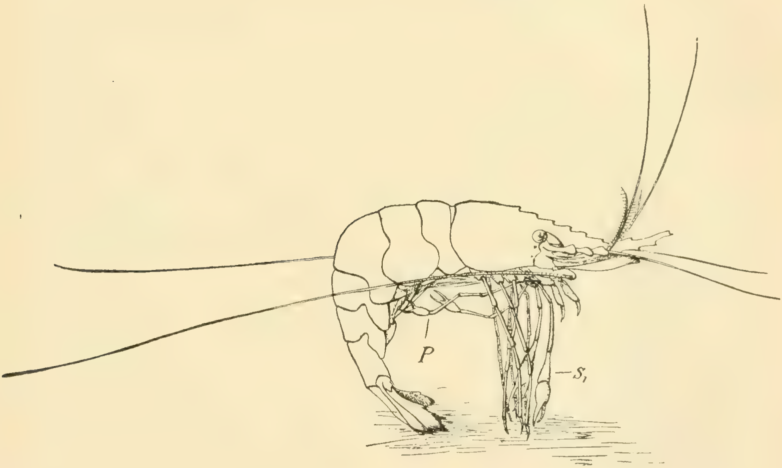


Fig. 36. Putzstellung eines *Leander xiphia*, der sich mit den Putzscheren das Abdomen säubert. *S* große Scheren, *P* Putzscheren. (F. DOFLEIN.)

Augen, das Rostrum, die Antennenfäden, sie bürsten sich wie mit einer Zahnbürste die Mundgliedmaßen, ja, man sieht sie sogar mit den Putzscheren mit aller Sorgfalt in die Kiemenhöhle hineinfahren, und da die Tiere so durchsichtig sind, kann man deutlich erkennen, wie sie sich die einzelnen Kiemenblätter abwischen. Oft reinigen die Tiere auch ihren Schwanzfächer; dann biegen sie ihren Hinterleib so stark nach vorn, daß sie sogar manchmal das Uebergewicht bekommen und nach hinten überkippen (vgl. Fig. 36). Die Ränder des Schwanzfächers werden dann in die Nähe des Mundes gebracht und mit dem Putzscherenpaar den Rändern entlang gezwickt und gebürstet.

7. Auf Lichtreize vermögen die Crustaceen, dank ihrem hochentwickelten Auge, mit verschiedenartigen mehr minder komplizierten

Reflexakten zu reagieren. So konnte Doflein mehrere derartige Reflexe genauer feststellen. α) Werden Exemplare von *Leander* in einem engen Gefäß so aufgestellt, daß ihr Kopf nach der dunklen Seite des Zimmers gerichtet ist, so mühen sie sich so lange ab, bis es ihnen gelingt, sich nach der Lichtseite umzudrehen. Sie wurden nun in ein langes schmales Aquarium gebracht, das ganz mit schwarzem Papier eingeschlossen wurde, so daß nur durch zwei kleine Klappen an den entgegengesetzten Schmalseiten Licht einfallen konnte. Hatte man die Tiere mit dem Kopf gegen die dunkle Seite des Aquariums aufgestellt, so biegen sie bei Lichteinfall von hinten ihre Stielaugen so weit wie möglich nach hinten, so daß eine möglichst große Oberfläche derselben dem Lichte zugewandt ist. So können sie oft stundenlang sitzen bleiben. Können sie jedoch ihre Augen nicht parallel dem Lichteinfall stellen oder nimmt die Intensität des Lichtes ab, so drehen sie sich vollkommen um und nähern sich der Stelle des Lichteinfalls. In der Mehrzahl der Fälle drehen sie sich übrigens sogleich, wenn das einfallende Licht sie trifft, nach dessen Einfallsstelle um. Man kann sie beliebig sich hin und her drehen lassen, indem man das Licht bald von der einen, bald von der anderen Seite einfallen läßt. Daß dieselben Tiere in den gewöhnlichen großen Aquarien dagegen keine zum Licht gerichtete Stellung erkennen lassen, läßt sich daraus erklären, daß sie zugleich von verschiedenen Seiten durch das von den Wänden des Aquariums reflektierte Licht beeinflußt werden.

β) Bei seinen Versuchen konnte Doflein an *Leander*-Arten keine deutlichen Reaktionen auf Belichtung und Beschattung erkennen. Die Tiere zeigten weder eine ausgesprochene Tendenz zum Aufsuchen des Schattens, noch eine solche zum Licht. Bei plötzlicher greller Belichtung erfolgt keine Reaktion. Bei plötzlicher Beschattung tritt eine solche jedoch ein; sie ist allerdings sehr schwach und besteht nur in der Annahme der Bereitschaftsstellung.

γ) Sehr deutliche Reaktionen erfolgen dagegen auf sich bewegende beleuchtete Gegenstände. Man kann dies schon konstatieren, wenn man ans Aquarium herantritt, oder mit der Hand, einem Tuch, einem Stück Papier eine Bewegung in der Nähe des Aquariums ausführt. Dann gehen alle Tiere in die Bereitschaftsstellung über, alle Antennen werden erhoben. Sind die Bewegungen, welche man ausführt, intensiver, oder nähert man sich den Tieren noch stärker, so erfolgt sogar der Aufbäumereflex. Daß die Reaktion durch die Augen vermittelt wird, geht daraus hervor, daß sie auch auf Reizung durch das Glas des Aquariums hindurch erfolgt. Es läßt sich sogar deutlich erkennen, daß die Tiere kleinen Gegenständen, die man in der Nähe des Aquariums bewegt, mit ihren eigenen Bewegungen folgen. Kleine viereckige Papierstückchen werden von den *Leander*-Arten sehr gut wahrgenommen, auch wenn man sie außerhalb des Aquariums an den Tieren vorbeibewegt. Verwendet man zu den Versuchen kleine weiße Kartonblättchen, so erfolgt Reaktion, wenn man Blättchen von 2 qcm Größe in einer Entfernung von etwa 30 cm an den Tieren vorbeibewegt. Ist das Blättchen nur 1 qcm groß, so erfolgt die Reaktion erst bei einer Distanz von nur 15 cm.

Man kann übrigens leicht feststellen, daß, wenn man innerhalb weniger Minuten einen *Leander* durch Beschattung oder durch Bewegung eines Gegenstandes in seiner Nähe mehrmals reizt, die Reaktion rasch abnimmt. Das Tier antwortet wohl noch schwach, was

man an dem leichten Zucken einiger Fäden der inneren Antennen bemerkt; aber es erfolgt weder Bereitschaftsstellung noch Sprung.

Obige Tatsachen würden nach Doflein dafür sprechen, daß die *Leander*-Arten entgegen früheren Angaben ihre Nahrung auch mit den Augen wahrnehmen. Dies geht auch aus seinen Fütterungsversuchen hervor. Wird den Garnelen ein Stück Fleisch in das Aquarium geworfen, so schwimmen sie, besonders wenn sie hungrig sind, darauf los und fassen es, noch ehe es den Boden erreicht hat. Ist das Stück hinter einem Tier oder in größerer Entfernung vor ihm niedergefallen, so wird es in der Regel nicht genommen, ehe es durch einen anderen Reiz (Geruchsreiz s. u.) auf das Tier gewirkt hat. Nach Doflein werden besonders sich bewegende Gegenstände von den Tieren sicher mit den Augen wahrgenommen. Auch ruhende, hell beleuchtete Objekte werden wahrscheinlich wahrgenommen. Künstlich geblendete Tiere zeigten ein Verhalten, das diesen Annahmen entspricht.

δ) Einen noch deutlicheren und auffälligeren Reflex auf Lichtreizung hin fand Doflein an dem Decapoden *Galathea*, einer Gattung, welche in geringen Tiefen wohnt und große, facettenreiche Augen besitzt. Sie benehmen sich im Aquarium anders als die gewöhnlichen Crustaceen, sie sind sehr schreckhaft und schwimmen bei irgendwelchen Veränderungen in ihrer Umgebung aufgeregt plötzlich hin und her. Haben sie eine Höhlung oder eine Spalte in den Felsen des Aquariums entdeckt, so suchen sie sie mit Vorliebe als Schlupfwinkel auf und reagieren, während sie scheinbar vollkommen ruhig und unbeeinflußt dasitzen, auf alle Veränderungen in ihrer Umgebung durch Bewegungen ihrer Antennen. Die Galatheen weisen nämlich folgende eigentümliche Reaktion auf. Sie folgen allen bewegten Gegenständen, auch wenn sie sich außerhalb des Aquariums befinden, mit der auf der entsprechenden Seite befindlichen äußeren Antenne. Die lange Antennengeißel bewegt sich wie ein Stab entsprechend der Bewegung des betreffenden Gegenstandes; bleibt derselbe stehen, so bleibt auch die Antenne stehen, indem sie ganz genau auf ihn deutet. So verfolgt eine Galathee eine vorüberschwimmende Garnele oder einen Fisch mit ihren langen Antennenfäden und ebenso reagiert sie z. B. jedesmal, wenn ein Mensch an das Aquarium herantritt, oder ein Kartonblättchen vor seinen Augen vorbeibewegt wird (vgl. Fig. 37). Dieser Reflex wird von Doflein als Signalreaktion bezeichnet. Er fand ferner, daß Blättchen von 2 qcm Größe noch auf eine Entfernung von ca. 40 cm eine Reaktion zur Folge hatten. War das Blättchen nur 1 qcm groß, so signalisierte das Tier seine Antwort nur bei einer Entfernung von ca. 25 cm. Verringerte man die Größe des Blättchens auf $^1/_2$ qcm, so erfolgte die Reaktion erst in einer Entfernung von ca. 10 cm. Die Reaktion erfolgt so prompt, daß die Antennengeißel schon auf das Blättchen deutet, während es sich an die Galathee heranbewegt. Die Antenne folgt bei der Bewegung dem Blättchen, doch wird weiterhin auch auf den in Ruhe befindlichen Gegenstand gedeutet.

Außer den Galatheen zeigen auch andere Crustaceen solche Signalreaktionen, namentlich die Paguriden, doch keine Form hat sich nach Doflein als so günstig erwiesen wie die Galatheiden.

8. Daß auch die *Leander* die von ihren Nahrungsmitteln ausgehenden chemischen Reize aufzunehmen und auf die Einwirkung derselben mit den komplizierten Bewegungen der Freßakte

zu reagieren imstande sind, geht aus den Untersuchungen Dofleins klar hervor. Denn er beobachtete, daß die Tiere imstande sind, Nahrung aufzufinden, auch wenn sie dieselbe, während sie ins Aquarium geworfen wurde, nicht mit den Augen wahrgenommen hatten. Zwar gelang ihnen dies immer erst nach längerer Zeit. Nachdem das Fleisch 3, 5 bis 10, 15 Minuten im Wasser gelegen hatte, wurden sie unruhig; es erfolgten zunächst zuckende Bewegungen an den kurzen Geißelfäden der inneren Antenne (wo bestimmte Sinnes-

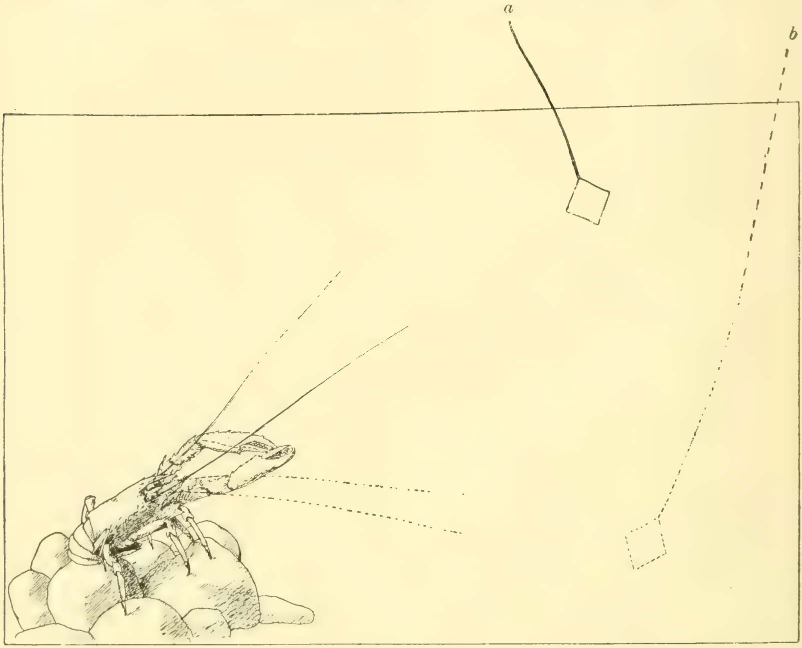


Fig. 37. Signalreaktion einer *Galathea squamosa* auf optische Reize. Das Blättchen am Draht *a* wird in die Stellung *b* gebracht, die Antennen folgen in der Richtung, indem sie von der durch die vollen Linien angegebenen Stellung in die durch die punktierten Linien angedeutete übergehen. (F. Doflein.)

zellen gelegen sind, die als Geruchsorgan gedeutet werden). Dann fing das Tier an sich zu bewegen, und zwar nicht immer in der Richtung auf das Fleischstück los. Es erfolgten mehr tastende probierende Bewegungen. Näherte sich das Tier dabei dem Fleischstück, so schlug es etwas bestimmter die Richtung auf dasselbe ein, schwamm aber auch jetzt noch eventuell an ihm vorbei, um schließlich aus kurzer Entfernung in gerader Linie auf das Stück loszustürzen.

Diese Versuche wurden ergänzt durch solche, die an Tieren angestellt wurden, denen die Antennenfäden oder die Augen abgetragen worden waren. Aus dem erzielten Ergebnisse zieht Doflein den

Schluß, daß die Garnelen beim Auffinden der Nahrung in einem weitgehenden Maße durch ein chemorezeptorisches Organ geleitet werden. Aus den Versuchen geht ferner hervor, daß dieses Organ seinen Sitz an der sogenannten Geruchsantenne haben muß. Tiere, denen diese Antenne genommen war, zeigten stets eine auffallende Unsicherheit und fanden die Nahrung viel langsamer als Exemplare, die im Besitz dieses Organs waren, einerlei ob letztere sonst vollkommen normale Individuen waren, oder ob sie der Augen oder der übrigen Antennen beraubt waren.

b) Kompliziertere, vornehmlich durch den Gesichtssinn vermittelte Reflexe.

1. Regulation der Ortsänderung.

Daß die Lokomotionsbewegungen im Wasser durch bestimmte Reize in ihrer Richtung beeinflußt werden, wies V. Bauer (4) an den vorwiegend nektonisch lebenden Mysiden nach. Diese Tiere besitzen einen Körperbau, der sie zu rascher und geschickter Schwimmbewegung ausgezeichnet befähigt. Ihr Bewegungsapparat besteht nämlich aus 8 Paar Schwimmfüßen und dem als Horizontalsteuer wirkenden Abdomen, welches hierzu in ein breites Blatt ausläuft. (Die Mysiden vermögen ferner auch auf dem Boden zu schreiten.) Der gesamte Bewegungsapparat wird nun durch die sowohl auf die (hier am Schwanz befindlichen) Statocysten wie auf die Augen adäquat einwirkenden Reize reflektorisch reguliert.

Daß zunächst die Statocysten hier Aufnahmeorgane für gewisse äußere Reize (Erschütterung) sind und eine Kontraktion des Flexoren des Abdomens reflektorisch auslösen, wird durch die Beobachtung des sogenannten Springens dieser Tiere bewiesen. Wenn man ein Mysiden enthaltendes Gefäß durch leichtes Anschlagen erschüttert, machen die Tiere eine rasche zuckende Bewegung und schwimmen dann gleich wieder ruhig weiter (nach mehrmaliger Wiederholung des Reizes bleibt der Erfolg sehr bald aus). Bei genauer Beobachtung dieser lebhaften Reaktion an einzelnen Tieren zeigt sich nun, daß das Springen in einem kräftigen Ventralschlagen des Abdomens besteht, welches durch die Kontraktion der ventralen Flexoren des Abdomens zustande kommt, durch die das Tier ein beträchtliches Stück in die Höhe geschleudert wird. Werden nun die Statocysten künstlich ausgeschaltet, so ist dann die Reaktion in keiner Weise mehr hervorzurufen.

Daß den Statocysten aber auch bei den ruhigen Schwimmbewegungen eine wichtige Bedeutung zukommt, wird dadurch bewiesen, daß nach deren irgendwie herbeigeführter Ausschaltung die Tiere sehr bald eine Dorsalkrümmung des Abdomens zeigen, so daß sie beim Schwimmen sich fortwährend rückwärts überschlagen. Eine eingehende Analyse dieser Erscheinung ergab Bauer, daß die Statocysten nur den Tonus des als Horizontalsteuer wirkenden Abdomens reflektorisch regulieren. Auf den Bewegungsapparat der Schwimmfüße selbst üben sie keinen Einfluß. Die Ausschaltung derselben stört den normalen Tonus der Abdomenmuskulatur und bringt eine Zwangslage mit abnormer Erschlaffung der ventralen Flexoren resp. Kontraktion ihrer Antagonisten hervor. Normalerweise führen sie also das

Tier nach einer auf- oder absteigenden Bewegung in die normale horizontale Lage zurück.

Auf die Augen einwirkende Reize beeinflussen aber auch das Schwanzsteuer; denn starker Lichteinfall von oben her treibt die Tiere in die Tiefe.

Der zweite Teil des Bewegungsapparates, d. h. die Schwimmfüße, steht nach Bauer „nur unter dem reflektorischen Einfluß der Augen, und zwar bewirkt einseitige Reizung durch Zu- oder Abnahme der Lichtintensität eine Hemmung der Füße der gegenüberliegenden Seite, sodaß die Füße derselben Seite überwiegend oder allein tätig sind (vgl. Fig. 38). Der Erfolg ist die Entfernung vom Reizort".

„Es gibt also außer dem Lichtreiz einen Reiz bei Abnahme der Lichtintensität, oder, kürzer gesagt, einen Beschattungsreiz. In einem Glasgefäß sich frei bewegende Tiere reagieren dementsprechend sowohl auf die Annäherung eines weißen wie auf die eines dunklen oder sie beschattenden Körpers durch eine Fluchtbewegung."

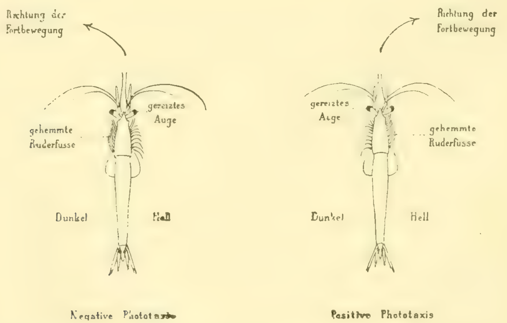


Fig. 38. Regulation der Schwimmbewegungen der Mysiden durch Augenreizung (nach V. Bauer).

Wurden aber die Tiere vor den Versuchen längere Zeit im Dunkeln bezw. im Hellen gehalten, dann reagieren sie ganz anders. Dasselbe Tier flieht nämlich den Schatten, wenn es längere Zeit im Hellen, das Licht, wenn es längere Zeit im Dunkeln verweilte. Diese doppelsinnige Reizbarkeit der Augen durch Belichtung und Beschattung führt nach Bauer zur Annahme eines doppelsinnigen Vorganges im Sinne Herings. „Beide Reize sind nachweislich in der Weise miteinander verbunden, daß die dauernde Einwirkung des einen die Erregbarkeit für den anderen steigert."

Diese wechselnd positive und negative „Phototaxis" besitzt übrigens nach Bauer eine ökologische Bedeutung, indem die Tiere dadurch in einem Milieu mit konstanter Beleuchtung festgehalten werden.

Auch Ph. B. Hadley (44) hat an Larven und Jugendformen vom Flußkrebs die direktive Wirkung des Lichtes auf die Körperstellung und Lokomotion festgestellt. Einerseits geblendete Tiere zeigen rasche Kreisbewegungen um ihre Längsachse, die durch die einseitige Lichtreizung zustande kommen. Beiderseits geblendete

Tiere zeigen keine Reaktion mehr auf Lichteinwirkung. Ihre progressiven Schwimmbewegungen sind zwar schwach, doch mehr balanciert als bei den einerseits geblendeten Larven. Die Reaktion auf die Lichtwirkung ist auf einen einfachen, konstanten, motorischen Reflex zurückführbar, indem sie nichts mit der Methode des „Versuchs und Fehlers" (JENNINGS) zu tun hat.

2. Maskierung.

Eine der eigenartigsten Lebensgewohnheiten der benthonischen Crustaceen ist sicher die in die Kategorie der Schutzreflexe gehörende Gewohnheit, sich den Feinden (bezw. den Beutetieren) unkenntlich zu machen. Ein hierzu am meisten verwendetes und zweckmäßiges Mittel besteht darin, die Färbung der Umgegend anzunehmen. Einige mit beweglichen Chromatophoren versehene kleine Crustaceen bedienen sich dann passender Veränderungen derselben, von denen später die Rede sein soll. Andere, und zwar diejenigen, welche am Meeresboden ihr Leben verbringen (die Reptantia der Macruren, die Krabben), erzielen dasselbe dadurch, daß sie auf ihren Rücken gewisse Fremdkörper setzen und fortwährend auf sich herumtragen. Daß die Paguriden sich in leere Schneckenhäuser einnisten, die sie vorfinden oder die sie durch Auffressen der Schnecke sich zubereitet haben, ist bekannt. Außerdem suchen sie noch auf das Gehäuse Actinien zu setzen, mit denen sie dann symbiotisch leben. Wie sie die Actinien zunächst zum Loslassen des bis dahin von ihrem Fuß festgehaltenen Ortes und dann zum Anheften auf ihrem Schneckengehäuse durch Anbringung zweckmäßiger, wiederholter, mechanischer Reize veranlassen (als ob sie einen „physiologischen" Versuch ausführten), berichtet G. BRUNELLI (14).

Die Dromiden (Krabben) benutzen hierzu Schwämme oder Ascidien, die sie über den Cephalothorax wie Masken stülpen und durch die letzten auf den Rücken geschobenen Beinpaare festhalten.

Eine weitere typische Maskierung ist diejenige der *Maja*-Arten, die ihren Körper mit angehefteten Teilchen der sie umgebenden Gegenstände geradezu bekleiden. R. MINKIEWICZ (60) hat an *Maja verrucosa* und *squinado* diesen Instinkt aktiver Maskierung einer experimentellen Analyse unterzogen und ist dabei zu Resultaten gelangt, die wir im folgenden kurz zusammenfassen wollen.

Die Rückenhärchen dieser Tiere sind zu Haken umgestaltet, die an der Innenseite gewöhnlich scharf gezackt sind, so daß ein angeheftetes Stück Meergras kaum mehr herunterfällt. Hat das Tier irgendeine Wasserpflanze, z. B. ein breites grünes Stück von *Ulva lactuca*, gefunden, so packt es dasselbe mit der Schere. Wenn das Stück von etwas größerem Umfang (über einige Zentimeter) ist, wird es zunächst durch geeignete Kiefer- und Beinbewegungen zerrissen. „Das abgerissene Stück nimmt das Tier zwischen die Kieferfüße und bearbeitet es so lange, bis es zu einem Knäuel zusammengeballt wird. Dann faßt es das Tier mit den länglichen Scherenfingern des linken oder rechten Fußes, streckt zunächst den Fuß aus, dann dreht es ihn im Gelenke um (wie beim Umdrehen eines Schlüssels im Türschloß), biegt ihn nachher ein und legt ihn auf die entsprechende Seite des Rückens — dann auf den Vorderteil des Kopfes, auf die Stirnfortsätze etc. — überhaupt überall, wo gerade

die Haken noch frei sind.“ Bei diesen Tieren (und zwar bloß bei ihnen) besteht nämlich die Möglichkeit, den Fuß weithin über den Rücken bis gegen die Mittellinie zu führen und die Haken mit der Schere zu berühren. Hierauf schiebt es mittels einer sachten Bewegung den Fuß hin und zurück so lange, bis die Pflanze an den anstoßenden Haken festhaftet. Zuweilen dauert diese Bewegung sehr lange. Zuweilen mißlingt sie schließlich, und die Pflanze gleitet zu Boden. Dann faßt sie das Tier manchmal wieder mit der Schere, und der Vorgang beginnt von neuem. Auf das erste Pflanzenstück folgt ein zweites, ein drittes usf., bis endlich alle Haken des Rückens, der Gehfüße etc. beladen sind. Auf diese Weise entsteht eine Bekleidung, die das Tier so vollkommen maskiert, daß es auch das geübte Auge im Dickicht der *Ulva* zuweilen nicht zu entdecken vermag.

Wie aus der grünen *Ulva* fertigt sich das Tier, von braunem Meergras umgeben, ein braunes Kleid aus *Fucus*, *Cystoseira* etc. an; in einer Umgebung von Kalkalgen (Corallinen) bekleidet es sich mit ihren Fragmenten. Aus bedeutender Tiefe herausgefischte Tiere sind in das Rot der dort wachsenden Rhodophyceen gehüllt. Zuweilen ist natürlich das Kostüm der *Maja* gemischt, wenn sie sich in gemischter Umgebung aufhält.

Um nun die Bedingungen dieses eigentümlichen Einklanges (sog. Mimetismus) zwischen der Farbe der Umgebung und der der Bekleidung näher festzustellen, führte Minkiewicz folgende Versuche aus.

Zunächst sah er, daß sich die Tiere auch, und zwar sehr schnell, mit ihnen künstlich gereichten Stücken farbigen Seidenpapiers in derselben Weise bekleiden. Die vollständig von Wasserpflanzen etc. gereinigten Tiere wurden nun in Aquarien gesetzt, deren Glasboden und Seitenwände mit gefärbtem Papier belegt waren. Den Tieren selbst wurde Seidenpapier verschiedener Farbe im Wasser gegeben, das sie zur Bekleidung auswählen konnten. Nach einiger Zeit wurde nun gefunden, daß sie hierzu stets das Papier benützt hatten, welches ähnlich gefärbt war wie die Glaswände des zurzeit bewohnten Aquariums. War z. B. das Bassin mit grünem Papier belegt und wurde den darin wohnenden Krabben grünes und rotes Papier gegeben, so waren die Krabben nach einiger Zeit ausschließlich in Grün gekleidet, das Gleiche mit Weiß oder Rot. Nur zwischen gelber und grüner Farbe zeigten die Krabben keine Wahl.

Bei einem zweiten Versuch wurde ein zweifarbiges Aquarium errichtet, dessen eine Hälfte gelb, die zweite violett gefärbt war. In dasselbe wurden sowohl gelbgekleidete, aus einem gelben Bassin kommende, wie violettgekleidete, aus einem violetten Bassin herstammende Krabben gesetzt, und zwar an die Grenzlinie beider Farben. Regelmäßig wandten sich die gelbgekleideten Krabben dem gelben Teile, die violetten dem violetten Teile des Aquariums zu.

Minkiewicz wies nun durch weitere Versuche nach, daß letztere Fähigkeit, nach gewissen Farben zu wandern (die er dem üblichen Wortgebrauch gemäß als Chromotropismus bezeichnet), von der ersteren Fähigkeit, sich mit den Farben der Umgebung zu bekleiden (die er mit dem Namen Synchromatismus belegt), unabhängig sein kann. Es wurden z. B. völlig gereinigte Tiere in zwei Vorbereitungsaquarien, ein grünes und ein rotes, gesetzt, ohne

daß ihnen farbiges Papier zum Kleiden gegeben wurde. Nach längerem Aufenthalt in diesen getrennten Aquarien wurden die Krabben in ein Aquarium zusammengebracht, welches aus zwei entsprechenden Farbenteilen bestand. Auch dann, obwohl also die Tiere kein Kleid hatten, gingen, wie gewöhnlich, die aus dem grünen Bassin stammenden Tiere zum grünen Teil, die aus dem roten Aquarium kommenden dagegen zum roten Teil.

Längerer Aufenthalt in einer Umgebung von bestimmter Färbung oder, genauer gesagt, die längere Einwirkung gewisser Lichtstrahlen ändert allmählich das Verhalten der Tiere, d. h. ihre Reaktionsweise, insofern, daß sie dann von dieser Farbe allein angezogen und von allen übrigen abgestoßen werden. Es entsteht also in ihrem Nervensystem eine Art „chromotropischer Stimmung“, die sie die gegebene Farbe bevorzugen läßt. Eine derartige Umwandlung der von der Lichtwirkung ausgelösten direktiven Bewegungsreflexe (sog. chromotropischen Reflexe), die durch die vorangehenden Belichtungsverhältnisse bewirkt wird, war übrigens schon an anderen Tieren bekannt. Der eigentümliche Instinkt aktiver Maskierung der *Majae* ergibt sich also nach Minkiewicz aus einfachen Reflexen. „In ein grünes Aquarium hineingelegt, werden die *Majae* nach einiger Zeit unter Einfluß der Strahlung des Mediums chlorotropisch gestimmt, d. h. außer Grün wird eine jede andersfarbige Fläche für die Tiere von einer negativen abstoßenden Wirkung sein. Somit kann das Tier unter den am Boden des Aquariums liegenden Papierstücken weder die roten noch die weißen nehmen und muß sie stets unbeachtet lassen, da sie auf dem grünen Grunde des Milieus Flecken von negativer Wirkung bilden. Auf das grüne Papier hingegen wird es, im Aquarium herumirrend, zufälligerweise stoßen. Es kann sich also nur (in normalen Verhältnissen) mit Grün bekleiden. Wechseln wir die Farbe des Milieus, z. B. in Rot, dann tritt nach einer gewissen Zeit in der chromotropischen Stimmung des Tieres eine synchromatische Aenderung ein; aufs neue gezwungen, den mit dem Milieu dissonierenden Flecken auszuweichen, wird sich das Tier diesmal in Rot kleiden. Es leuchtet ein, daß die Krabbe ihr altes Kostüm, selbst wenn es in den neuen Verhältnissen für sie noch so verräterisch sein sollte, nicht herabnehmen wird . . .“

Auch die andere obige Erscheinung bezüglich der Auswahl eines mit der Farbe des Kostüms harmonierenden Aufenthaltsortes läßt sich durch die Annahme der „chromotropischen Stimmung“ leicht erklären. Denn „die aus einem weißen Aquarium herausgeholten weißgekleideten *Majae* behalten weiterhin ihre weiße Stimmung noch eine Zeitlang bei und sind somit gezwungen, in einem weiß-roten Aquarium z. B. den weißen Teil als Aufenthaltsort zu wählen . . . Ebenso verhalten sich natürlich die in Vorbereitungsaquarien von jeder anderen Farbe gezüchteten *Majae*. Das Kostüm des Tieres an sich ist hierbei von gar keinem Einfluß.“ Nur die in einem schwarzen Aquarium weilenden *Majae* stehen unter keinem chromatischen Einfluß und daher sind sie ohne jede chromotropische Stimmung. Dann würde ein jeder genügend große farbige Papierfleck auf dem schwarzen Boden des Aquariums für die ungemein empfindlichen Tiere eine positiv anziehende Fläche bilden. Tatsächlich verwenden die *Majae* im schwarzen Aquarium eine jede Farbe wahllos zu ihrem Kleide.

3. Hautfärbung.

Auch die Crustaceen, ähnlich wie die Cephalopoden, vermögen ihre durch Chromatophoren bewirkte Hautfärbung reflektorisch zu wechseln. Der die Bewegungen der Chromatophoren reflektorisch auslösende adäquate Reiz ist auch hier der auf die Augen einwirkende Lichtreiz. Zwar sind auch die Pigmentzellen selbst durch starkes Licht direkt erregbar, doch spielt diese direkte Erregbarkeit unter den gewöhnlichen Umständen des Tierlebens eine wohl untergeordnete Rolle, gegenüber dem durch das Nervensystem vermittelten Farbenwechsel.

Eine periphere Innervation der Chromatophoren sollen indessen namentlich bei Decapoden Retzius, Bethe, Holmgren u. a. auch morphologisch nachgewiesen haben (vgl. v. Rynberk, 71).

Besonders Pouchet (68), Keeble und Gamble (53), V. Bauer (3) haben die äußeren Bedingungen der Reize analysiert, die das Zustandekommen des Farbenwechsels der Crustaceen bestimmen. Hierbei stellte sich zunächst heraus, daß es nicht etwa die absolute Lichtstärke ist, die das ausschlaggebende Moment bildet, sondern vielmehr die Farbe des Untergrundes, auf dem die seßhaften Crustaceen leben und der die Hautfarbe des Tieres ähnlich zu werden (sich anzupassen) sucht. Abgesehen von den von Keeble und Gamble festgestellten und einer Erklärung noch harrenden periodischen Tages- und Nachtschwankungen (in der Nacht werden die Tiere farblos und durchsichtig), mit denen übrigens eine periodische Abwechselung mancher anderen Tätigkeiten einhergeht, ist hier von den von Bauer an *Idotea tricuspidata* (eine Isopode) während des Tages gefundenen Tatsachen kurz folgendes zu erwähnen. Bei gleichmäßiger mittelstarker Lichteinwirkung von allen Seiten (diffuses Tageslicht auf grauem Boden) nehmen die Chromatophoren einen Zustand mittlerer Dilatation an, wodurch die Tiere mittelgrau erscheinen. Vollkommener Lichtabschluß durch Schwärzung (Lackierung) der Augen erzeugt denselben Zustand der Chromatophoren, indem auch dann die Tiere mittelgrau erscheinen. Setzt man nun solche normale mittelgrauen Tiere in diffuses Tageslicht auf weißen Grund (Glasschale auf weißem Papier), so tritt schon nach wenigen Minuten eine starke Aufhellung der Färbung ein, und nach etwa 10 Minuten sind die Tiere ganz transparent geworden. Werden die mittelgrauen Tiere dagegen unter denselben Lichtverhältnissen auf schwarzen Grund (Glasschale mit schwarzlackiertem Boden) gebracht, so beginnen die Chromatophoren alsbald sich auszudehnen; das Tier wird nach etwa einer halben Stunde ganz erheblich dunkler. Zur Erklärung dieser schon früher bekannten Reaktionen konnte Bauer feststellen, daß der Dunkelzustand (Dilatation) der Chromatophoren stets und nur dann reflektorisch zu erzielen ist, wenn zugleich die eine Hälfte des Gesichtssinnes des Tieres vom Licht gereizt und die andere Hälfte nicht gereizt wird, was eben dem sogenannten Simultankontrast entspricht. Alle Versuchsbedingungen, welche dies zur Folge haben (also Oberlicht auf schwarzem Grund, Unterlicht gegen schwarze Decke, halbe Lackierung der Augen, einseitiger Lichtabschluß) erzeugen immer Verdunkelung der Tiere, die also eine Kontrastwirkung ist. In den vom Lichte nicht getroffenen Teilen des Auges findet mithin nach Bauer ein

Vorgang statt, welcher der Wirkung des gereizten Teiles entgegenwirkt und dieselbe gegebenenfalls überwiegt. Es gibt also „zwei gegensinnige Reize, erstens den vom Licht direkt erzeugten ‚Weißreiz‘ und zweitens den durch den Lichtreiz indirekt hervorgerufenen ‚Schwarzreiz‘. Beide Reize suchen die Chromatophoren gegensinnig zu beeinflussen, und zwischen den beiden Erregungszuständen derselben, dem der ‚Weißerregung‘ und dem der ‚Schwarzerregung‘, liegt der mittelgraue Ruhezustand.“

Auch Doflein (30) hat an zwei Garneelen des Mittelmeeres (*Leander xiphias* und *Leander treillanus*) Untersuchungen über den Farbenwechsel angestellt und ist dabei im wesentlichen zu gleichen Resultaten gelangt, wie Gamble, Keeble und Minkiewicz. Auch er kommt nämlich zu dem Schluß, daß „bei den Küstenformen der dekapoden Krebse, welche auf verschieden gefärbtem Untergrund leben, die Verschiebung der Farbstoffe in den Chromatophoren vom Nervensystem beeinflußt und vom Auge geleitet wird. So können viele von diesen Tieren ihre Farbe entsprechend ihrer Umgebung ändern und aktiv Schutzfärbung annehmen“.

Aehnliches beobachtete auch neulich J. Tait (76) bei einer anderen Isopode (*Ligia oceanica*), deren Chromatophoren außerdem nur indirekt, d. h. vermittelst der Gesichtsreize erregbar sein sollten, im Gegensatz zu den Chromatophoren der von Keeble und Gamble untersuchten Crustaceen und der Mollusken (vgl. p. 244 f.), die auch auf die direkte Lichtwirkung reagieren.

c) Die Selbstverstümmelung (Autotomie).

Die experimentelle Analyse der Autotomie der Crustaceen verdanken wir hauptsächlich L. Fredericq (34—38), von dem auch der Name Autotomie stammt. Er stellte fest, daß es sich dabei um einen von dem Bauchganglion vermittelten Reflexakt handelt, dessen zentripetale Bahnen von den sensiblen Nervenfasern der gemischten Nerven des betreffenden Beines, dessen Zentren von der einheitlichen Masse der Bauchganglien bei Krabben, bezw. von den einzelnen Ganglien der Bauchkette bei den Macruren und dessen zentrifugale Bahnen von den motorischen Fasern der den Bruch des Beines bewirkenden Muskeln (M. extensor longus) dargestellt werden.

Zunächst sah er, daß die einzelnen Beine einer toten Krabbe (*Carcinus maenas*) ein Gewicht von 3,5 bis 5 kg tragen können, ehe sie zerbrechen. Außerdem geschieht dann der Bruch entweder zwischen dem Cephalothorax und dem ersten Beinglied oder zwischen dem ersten und dem zweiten Beinglied, nie aber an der prädisponierten durch eine Furche von außen erkennbaren Stelle des zweiten Gliedes, wo die blutstillende Membrana obturatoria sich befindet und die Selbstverstümmelung erfolgt. An der lebenden Krabbe hat jede heftige schädliche (z. B. durch Schneiden herbeigeführte mechanische, elektrische, thermische oder chemische) Reizung der sensiblen Nerven einer Extremität die Autotomie derselben zur Folge. Hält man das Tier dagegen an einem Bein sanft fest, ohne dabei das Glied allzu stark zu drücken, so erfolgt keine Autotomie, obwohl es sich mit den anderen Beinen vergebens zu befreien sucht. Daß die Autotomie durch einen einfachen blinden Reflexvorgang vermittelt wird und daß dabei nicht etwa die Willkür oder die Intelligenz des Tieres eingreift, wird nach

Fredericq dadurch bewiesen, daß, wenn man im obigen Falle ein anderes Bein abschneidet, der Stumpf des letzteren und nicht das festgehaltene Bein abgeworfen wird. Der Reflex ist ferner von den supraösophagealen Ganglien unabhängig und wird bloß von dem Bauchganglion vermittelt. Denn nach Zerstörung der Oberschlundganglien oder nach Abtragung des gesamten Rücken- und Kopfabschnittes bleibt der Autotomiereflex bestehen, solange die Bauchganglienmasse funktionell unversehrt ist. Abtragung dieser Ganglien hebt dagegen jegliche Autotomie für immer auf. Werden sie andererseits elektrisch gereizt, so kann der aktive Bruch der Extremitäten herbeigeführt werden.

Fredericq konnte ferner die Bedingungen des Mechanismus des Beinbruches näher feststellen, indem er fand, daß der Bruch allein durch die Kontraktion des Extensormuskels des zweiten Beingliedes bewirkt wird (vgl. Fig. 39). Durch die experimentelle Durchschneidung aller übrigen Beinmuskeln, mit Ausnahme des M. extensor longus wird nämlich die Autotomie nicht beeinträchtigt. Wird dagegen letzterer Muskel allein durchschnitten, so wird dadurch der Reflex unwiderruflich aufgehoben.

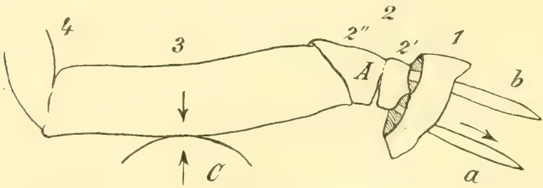


Fig. 39. Halbschematische Darstellung des bei der Autotomie auftretenden Bruches des zweiten Beingliedes einer Krabbe (nach Fredericq). *1* erstes Glied des Beines, in dem der *M. flexor* (*b*) und der *M. extensor* (*a*) des zweiten Gliedes verlaufen; *2* zweites Glied; die zwischen *2'* und *2''* befindliche Spalte zeigt die Gegend, wo der Bruch stattgefunden hat, *3* drittes und *4* viertes Beinglied. *C* zeigt den festen Gegenstand (z. B. den Finger des Experimentators), an dem sich das Bein anstemmt, damit die Autotomie erfolgen kann. Die Pfeile zeigen die Richtung der den Bruch bewirkenden Kräfte.

Damit die Kontraktion dieses Muskels den Effekt des Beinbruches erzielen kann, ist ferner erforderlich, daß das Bein und der distale Teil des zweiten Beingliedes einen genügend widerstandsfähigen Stützpunkt finden, der für gewöhnlich entweder vom Carapax oder von anderen harten Teilen (der Nachbarbeine) des Tieres selbst, oder schließlich von den Fingern des Experimentators geliefert wird. Wird das Tier künstlich gehindert, einen derartigen Stützpunkt zu finden, so kann der Autotomiereflex nicht vollführt werden.

Eupagurus bedient sich sogar zweckmäßiger Bewegungen seiner Scheren, um den Distalteil eines geschädigten Beines anzupacken und so ihm den für den Autotomiereflex erforderlichen Stützpunkt zu bieten. Diese Scherenbewegungen werden ebenfalls von den Bauchganglien reflektorisch vermittelt, denn sie erfolgen auch beim enthaupteten Tiere. Wird die eine Schere geschädigt, so wird sie durch die zweite angepackt. Werden das vierte und fünfte Beinpaar verletzt, die beim *Eupagurus* kleiner sind als die vorderen und zum Festhalten der Schale dienen, so erfolgt keine Autotomie und keine

derartige Scherenbewegung. Sie fallen aber auch dann aus, wenn man die vorderen Beine proximal von der prädisponierten Stelle des Beinbruches verletzt (durchschneidet), was besagt, daß die genannten komplizierten, mit dem Autotomiereflex einhergehenden Scherenreflexe erst durch an bestimmten Gegenden der vorderen Extremitäten, nämlich an den distal von der Mem. obturatoria gelegenen Gegenden applizierte schädliche Reize ausgelöst werden (Morgan, 61).

Daß übrigens auch bei der Auslösung des Autotomiereflexes die Reizart eine durchgreifende Rolle spielt, wird durch die folgende Beobachtung bewiesen (Baglioni, 1). Wird ein *Carcinus* mittels einer Holzzange an einem Bein ergriffen und ohne allzustarkes Kneifen festgehalten, so vermag sich die Krabbe nicht zu befreien, weil der ungewohnte Reiz nicht imstande ist, den Autotomiereflex an dem vom Experimentator festgehaltenen Beine auszulösen. Wird sie nun in Berührung mit einem Arm eines blinden *Octopus*, also seines in der Natur gefährlichsten Feindes, gebracht, so daß ein Bein von einem Saugnapfe ergriffen wird, so läßt die Krabbe die ergriffenen Beine blitzschnell fahren, und zwar sowohl das vom Saugnapfe wie das von der Zange des Experimentators festgehaltene. Auf diese Weise gelingt es den Krabben manchmal, dem Tode zu entfliehen. Der erste Teil dieses Versuches verläuft zwar wie einer der oben erwähnten Versuche Fredericqs, der zweite Teil jedoch nicht. Denn in diesem Fall wird nicht nur die spezifisch gereizte Extremität abgeworfen, sondern auch die mit der Holzzange sanft festgehaltene. Man muß also daraus schließen, daß der besonders wirksame Reiz des Zuzwickens des Saugnapfes auch den an sich selbst unwirksamen Reiz der Holzzange wirksam macht, was als Bahnungs- oder vielmehr Summationserscheinung im Gebiete des Nervensystems gedeutet werden kann.

Die Deutung der Autotomie als eines einfachen Reflexvorganges wurde zwar namentlich von Frenzel (41) bestritten, der in derselben einen komplizierten, etwa psychischen Vorgang sehen wollte. Doch erfreut sich die Deutung Fredericqs heute fast allgemeiner Zustimmung.

Nach Piéron (64) gibt es indessen außer der von Fredericq festgestellten rein reflektorisch vermittelten Autotomie noch eine zweite kompliziertere „psychische“, vom Oberschlundganglion vermittelte Autotomie. Die Untersuchungen wurden ebenfalls an *Carcinus maenas,* insbesondere aber an *Grapsus varius,* einer lebhaften Krabbe der Felsen des südlichen Ufers des Ozeans ausgeführt. Auch dieses Tier zeigt die übliche Selbstverstümmelung seiner Extremitäten nach künstlichen heftigen, schädlichen Reizen. Dieser Autotomie liegt ein Reflexvorgang zugrunde, der sich in der ventralen Ganglienanhäufung abspielt, jedoch unter Kontrolle der höheren Dorsalganglien, welche Unregelmäßigkeiten und Variationen in der Reflexvermittelung herbeizuführen vermögen. *Grapsus* zeigt aber ferner stets in seinem natürlichen Aufenthaltsort, allerdings sehr selten in der Gefangenschaft, eine andere Art Autotomie seiner Beine, welche erfolgt, ohne daß dieselben geschädigt oder heftig gereizt werden, wenn das Tier sich nämlich an ihnen erfaßt und gehalten fühlt. Es wirft dann seine festgehaltenen Beine desto besser und schneller ab, je mehr sichere Zufluchtsorte es in seiner Umgebung sieht, in die es sich flüchten kann. Letztere Art Autotomie ist „psychisch“, indem

sie durch das Gehirn (Oberschlundganglion) vermittelt wird, und sie allein verdient den Namen von Fluchtautotomie (autotomie évasive), da die erstere reflektorische Autotomie wesentlich eine Schutzautotomie (autotomie protectrice) ist.

Der Grundversuch Piérons bestand darin, normale wie enthirnte Graspen und *Carcinus* mittels eines Fadens an einem Bein ohne Druck festzubinden und im Bassin aufzuhängen. Innerhalb 24 Stunden hatten sich nun mehrere normale Graspen durch Autotomie losgelöst; *Carcinus* sowie enthirnte Graspen dagegen blieben unverändert bis zum Tode am Faden hängen.

Es ist jedoch nach Piéron wahrscheinlich, daß die Superposition einer derartigen „psychischen" Autotomie auf die rein reflektorische bei allen mit Autotomie begabten Tieren vorkommt. Nur ist sie oft, wie eben an *Carcinus*, unter künstlichen Versuchsbedingungen kaum nachweisbar.

d) Eigenschaften des peripheren Nervensystems.

Eine Erscheinung, die durch künstliche elektrische Reizung eines Nervmuskelorganes (der Schere) der Krebse entdeckt wurde und wegen ihrer auffallenden Sonderstellung, gegenüber den gewöhnlichen an anderen Nervmuskelpräparaten festgestellten Reizerscheinungen, die Aufmerksamkeit mehrerer Physiologen fesselte, ist die zuerst von Richet (69—70) und Luchsinger (52) an der isolierten Krebsschere aufgefundene Hemmung. Da diese Erscheinung wegen der ihr beigemessenen großen theoretischen Bedeutung für die Analyse des Zustandekommens von Hemmungserscheinungen im Nervensystem überhaupt in den üblichen Handbüchern der menschlichen Physiologie eingehend besprochen wird, wollen wir uns hier darauf beschränken, die diesbezüglichen Hauptergebnisse hauptsächlich an der Hand der neueren Untersuchungen Fr. W. Fröhlichs (42) kurz zu erörtern.

Vorauszuschicken ist, daß Oeffnung und Schließung der Schere durch die Kontraktion zweier antagonistischer Muskeln (dem dickeren Schließ- und dem dünneren Oeffnungsmuskel) erfolgt, welche beide sich am unteren Ende der beweglichen Scherenbranche (sogenannter Daktylopodit) ansetzen.

Aus den eingehenden Untersuchungen von Biedermann (9—10) und Piotrowsky (65) geht nun übereinstimmend hervor, daß der Oeffnungsmuskel der Krebsschere durch schwachen Reiz erregt, durch starken gehemmt, der Schließmuskel dagegen durch schwachen Reiz gehemmt, durch starken erregt wird. Dabei sind Erregung und Hemmung beider Muskeln so gegeneinander abgestimmt, daß bei Reizstärken, bei welchen der eine Muskel erregt wird, der andere gehemmt wird und umgekehrt. Dadurch wird die erste auffallende Beobachtung Richets und Luchsingers bestätigt und einigermaßen verständlich gemacht, daß nämlich bei Reizung des gesamten Nervenmuskelapparates mit einem schwachen Strom die Schere sich öffnet, bei Reizung mit einem starken Strom hingegen sich schließt.

Bei den Versuchen findet die Reizung beider antagonistischen Muskeln indirekt statt, nämlich durch Vermittelung der sie versorgenden marklosen Nerven, die in ihrem Verlauf durch die der Schere vorangehenden Beinglieder von dem faradischen Reiz getroffen werden.

(Wegen ihrer Hinfälligkeit können sie nämlich nicht freipräpariert werden.)

Eine Erklärungshypothese BIEDERMANNS, die durch die Untersuchungen MANGOLDS (53) über die eigentümliche Doppelinnervation der Arthropodenmuskeln (vgl. p. 253) eine gewisse morphologische Grundlage erhielt, ist die, daß es hier zwei gesonderte Nervenarten gibt (etwa wie bei der Innervation des Herzens der Wirbeltiere). „Jeder Muskel würde dann von untereinander gleichartigen Fasern versorgt, die auf Reize von verschiedener Intensität in gerade entgegengesetztem Sinne reagieren. Während aber die Fasern für den Schließmuskel bei schwacher Reizung hemmend, bei starker erregend wirken, würde gerade das Umgekehrte für die Fasern des Oeffnungsmuskels angenommen werden müssen."

Aus den Untersuchungen FR. W. FRÖHLICHS (42) ergab sich dagegen, daß die an der Krebsschere auftretenden Hemmungen lediglich auf einer Ermüdung des Nervenendorganes beruhen. Die Nervenendorgane beider Muskeln verhalten sich insofern verschieden, als die Hemmung des Oeffnungsmuskels von einer Ermüdung des Nervenendorganes durch starke Reizung bewirkt wird. Die Ermüdung kommt dadurch zustande, daß das Refraktärstadium des Nervenendorganes nach einem starken Reiz, und zwar abhängig von der Reizintensität, verhältnismäßig lang ist (von 0,16—0,03 ''). Bei frequenter und starker Reizung fallen daher die folgenden Reize in das Refraktärstadium des ersten Reizes, der an sich keinen sichtbaren Reizerfolg hervorzurufen vermag, und erscheinen unwirksam. Infolgedessen kann Hemmung ohne vorhergehende sichtbare Erregung auftreten. Die Hemmung des Schließmuskels beruht dagegen auf einer relativen Ermüdung des Nervenendorganes für schwache Reize. Die Ermüdbarkeit für stärkere Reize ist geringer. Anders ausgedrückt, das Schließerpräparat weist ein Refraktärstadium auf, das für schwache Reize lang, für starke Reize kurz ist, es schwankt je nach der Reizintensität zwischen Werten von 0,25 bis 0,06 ''. Diese Verschiedenheit im Zustandekommen der Hemmungen bei den beiden Muskeln würde mit einem verschieden schnellen Ablauf des Erregungsvorganges an den Uebergangsstellen vom Nerv zum Muskel zusammenhängen.

Was für eine Bedeutung diesen verschiedenen Eigenschaften der Innervation beider antagonistischen Scherenmuskeln bei der am normalen Tiere reflektorisch oder spontan auftretenden Scherenschließung und -öffnung eigentlich zukommt, blieb bisher unerforscht.

L. FREDERICQ und G. VANDEVELDE (39) bestimmten die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung für die Scherennerven des Hummers. Sie arbeiteten nach der zweiten von v. HELMHOLTZ angewendeten Methode, der myographischen, und fanden, daß die Leitungsgeschwindigkeit im Durchschnitte bei einer Temperatur von 10—12 ° C 6 m pro Sekunde beträgt. Sie konnten ferner zeigen, daß sie innerhalb der motorischen Nervenendigungen eine beträchtliche Verzögerung erfährt.

Als sie die Versuche während der Sommermonate bei einer Temperatur von 18—20 ° C wiederholten (40), fanden sie einen Wert von 10—12 m pro Sekunde.

e) Ergebnisse der zur Analyse der nervösen Funktionen am Nervensystem ausgeführten Abtragungs- und Reizungsversuche.

Unter Anwendung der üblichen Reizungs- bezw. Ausschaltungsmethode suchten namentlich É. Yung (83), J. Ward (81), J. Demoor (27), Steiner (74), A. Bethe (6), H. Jordan (49) u. a. die Funktionen der einzelnen Bestandteile des Nervensystems der Crustaceen festzustellen. Die dabei erzielten Ergebnisse werden im folgenden der Zeitfolge ihres Erscheinens nach besprochen.

É. Yung (83) stellte seine morphologischen und physiologischen Untersuchungen an dem Nervensystem mehrerer Decapoden (Macruren: *Homarus vulgaris*, *Palaemon serratus* und *Astacus fluviatilis*; Brachyuren: *Cancer*, d. h. *Carcinus maenas*, *Portunus puber*, *Maia squinado* und *Cancer pagurus*) an. Er verfuhr folgendermaßen: nach Bloßlegung der betreffenden Partien künstliche, vor allem mechanische Reizung, Durchschneidung oder Zerstörung. Untersucht wurden die Funktionen des Nervenstranges der Bauch-, Thorax- und Kopfgegend.

Zunächst fand É. Yung, daß alle Bestandteile des Zentralnervensystems dieser Tiere durch alle künstlichen (mechanischen, physikalischen und chemischen) Reize direkt erregbar sind, auf welche auch die Nerven der Wirbeltiere reagieren. Hierin sieht Yung einen Beweis dafür, daß das Nervengewebe der Crustaceen allgemeine Eigenschaften aufweist, welche jenen desselben Gewebes bei den Wirbeltieren ähnlich sind.

Auch die Mehrzahl der bekanntesten Nervengifte übt dieselbe Wirkung auf das Nervensystem dieser Tiere aus, wie auf jenes der Wirbeltiere. Kurare bewirkt Lähmung, während Strychnin sehr heftige tetanische Zuckungen zur Folge hat. Untersucht wurde außerdem die Wirkung von Atropin, Digitalin, Nikotin.

Im Gegensatz zu einer älteren Annahme, daß in der Bauchkette motorische und sensible Abschnitte unterscheidbar sind, ähnlich wie es bei den Wirbeltieren motorische und sensible Spinalwurzeln gibt, fand Yung, daß in der Bauchkette des Homarus die zentripetalen und zentrifugalen Nervenelemente derartig miteinander vermischt verlaufen, daß es unmöglich ist, eine motorische und eine sensible Gegend durch künstliche lokalisierte Reize zu erkennen.

Die Ganglienmassen sowie die dieselben miteinander verbindenden Konnektive sind in der ganzen Länge der Bauchkette deutlich empfindlich. Der Empfindlichkeitsgrad der oberen, unteren und seitlichen Fläche ist gleich. Die von den Bauchketten ausstrahlenden Nervenwurzeln sind zugleich motorisch und sensibel.

Jedes Ganglion ist ein Empfindungs- und Bewegungszentrum für den Körperabschnitt, dem es zugehört. Allein (fügt Yung hinzu) die Empfindlichkeit ist unbewußt und die Bewegungen sind reflektorisch, wenn das Ganglion von den oberen abgetrennt wird. Die hinter dem Schnitt gelegenen Körperanhänge bewegen sich dann nicht mehr willkürlich. Mitunter antworten sie jedoch auf äußere Reizwirkungen regelmäßig. Ihre Bewegungen sind freilich nicht mehr mit denjenigen des vorderen Tieres koordiniert.

„Der physiologische Reiz (schließt Yung), dem man den Namen Wille gibt, hat also seinen Ursprung außerhalb der Bauchgegend der Nervenkette.“

Die Ganglien der Thoraxgegend verhalten sich wie die Bauchganglien für die Glieder der entsprechenden Körperabschnitte. Durchschneidung oder Zerstörung der Nervenkette an dieser Region hat Verlust der willkürlichen Bewegungen bei den dahinter gelegenen Anhängen zur Folge.

Das Subösophagealganglion ist das motorische und sensible Zentrum der Kauwerkzeuge und der Mundfüße.

Das Gehirn oder Supraösophagealganglion ist in allen Teilen direkt erregbar, ebenso wie die übrigen Ganglien der Nervenkette. Es ist zunächst der Sitz der motorischen und sensiblen Zentren der Kopfanhänge (Augen, Antennen). Seine Abtragung hat Lähmung und Anästhesie bei letzteren Organen zur Folge. Jeder Anhang scheint im Gehirn sein eigenes motorisches und sensibles Zentrum zu besitzen. Diese Zentren liegen auf jeder Seite der Mittellinie symmetrisch angeordnet, und wirken direkt auf die entsprechenden Anhänge. Infolgedessen kann z. B. die rechte Seite bewegungslos und empfindungslos gemacht werden bei Unversehrtheit der linken Seite und umgekehrt. Keine Tatsache läßt auf eine Kreuzung der Nervenfasern im Gehirn schließen. Dies gilt übrigens für das gesamte Zentralnervensystem dieser Tiere.

Das Gehirn ist überdies die Quelle der willkürlichen Bewegungen. Die anscheinend spontanen Bewegungen, die nach Abtragung des Gehirns an verschiedenen Körperteilen mitunter für längere Zeit wahrgenommen werden, können als Reflexe auf äußere Reizwirkungen gedeutet werden. Sie sind auch fast nie koordiniert.

Die gehirnlosen Tiere fallen außerdem infolge einer Störung des Gleichgewichtes kopfüber nach vorn, was durch die Empfindungslosigkeit der Kopfanhänge und das Ueberwiegen der Bewegungen der hinteren Glieder verursacht wird.

Abtragung oder Verletzung des einen Gehirnlappens beeinträchtigt die gesamten Bewegungen und die Richtung des Tieres. Es treten Zwangsstellungen und Zwangsbewegungen zutage, und zwar Kreisbewegungen von der geschädigten nach der unverletzten Seite.

Dieselben Erscheinungen erhält man, wenn man die den ösophagealen Ring zusammensetzenden Konnektive durchtrennt. Der einzige Unterschied ist der, daß jetzt in den Kopfanhängen Bewegungen und Empfindung erhalten bleiben.

Yungs Abhandlung enthält auch einige Daten über die chemische Zusammensetzung des Nervensystems von *Homarus*. Nach ihm enthalten 1000 Teile des Gewebes 831 Wasser, 41 alkohol- und ätherlösliche Stoffe, 124 unlösliche Eiweißkörper und 4 Asche.

J. Ward (81) untersuchte an *Astacus fluviatilis* die Wirkungen, welche die mittels eines scharfen Häkchens ausgeführte Durchschneidung einer oder beider supraösophagealen Kommissuren oder der subösophagealen Kommissuren, d. h. unterhalb des ersten postoralen Ganglions, und schließlich die Längsspaltung des Oberschlundganglions auf die Körperstellung und die Bewegungen der Extremitäten ausübt. Die von Ward sorgfältig studierten und genau beschriebenen Ausfallserscheinungen wurden durch die späteren ähnlichen Untersuchungen Bethes im wesentlichen bestätigt, und wir werden dieselben zusammen mit den letzteren besprechen.

J. Demoor (27) beschrieb die an *Palaemon serratus* und *Carcinus maenas* beobachteten Erregungs- bezw. Ausfallserscheinungen, die

durch experimentelle Verletzungen (Einstiche mittels einer feinen Nadel, die direkt durch den Chitinpanzer in die verschiedenen Gegenden des nervösen Zentralorganes eingeführt war) erzeugt wurden. Läsionen des Oberschlundganglions bewirkten verschiedenartige Zwangsbewegungen (*Palaemon*). Wurde das Gehirn nämlich in seinen seitlichen Teilen verletzt, so erfolgten Rad- oder Manègebewegungen. Roll- oder Drehbewegungen um die Längsachse des Körpers, sowie auch mitunter Kapriolenbewegungen traten dagegen auf, wenn die mittleren Hirnpartien verletzt worden waren. In allen Fällen war die Richtung der Zwangsbewegungen stets von der geschädigten nach der gesunden Seite.

An der Bauchganglienkette bewirkt ähnliche Reizung allgemeine Muskelzuckungen, die stärker sind, wenn die Ganglien anstatt der Kommissuren verletzt werden. Bei Verletzung z. B. eines rechten Ganglions ist ferner die Reaktion an dem entsprechenden Gliede am stärksten, an den übrigen rechten Beinen geringer, an dem gegenüberliegenden linken Beine noch geringer; sie ist schließlich an den übrigen linken Beinen am schwächsten. Die Erregungsausbreitung erfolgt hier also anders als beim Rückenmark der Wirbeltiere, wo nach dem Pflügerschen Gesetze die symmetrische Diffusion der Reflexe leichter erfolgt, als die homolaterale. (Daß hier aber auch ganz andere Verhältnisse obwalten, liegt auf der Hand; denn Demoor reizte bei seiner ungenauen Einstichmethode die Zentren direkt und nicht reflektorisch.)

Durchschneidung der dorsoventralen Kommissuren hat allgemeine Reaktion im Momente der Operation zur Folge. Die Beine nehmen dann leicht abnorme Stellungen ein. Reizung des Schwanzes kann das Tier zur Lokomotion veranlassen, die jedoch etwas unkoordiniert vonstatten geht. Gleichgewicht und Sensibilität bleiben erhalten. Reizung der Bauchkette erzeugt Reaktionen im ganzen Körper mit Ausnahme der Kopfanhänge. Reizung des Gehirns bewirkt dagegen nur Reaktionen in den letzteren.

Auch an Krabben (*Carcinus maenas*, *Portunus puber*) bewirkt Einstechen der linken oder rechten Hirnseite Zwangsbewegungen. Zerstörung des Hirnes nach vorangehender Durchschneidung der periösophagealen Konnektive läßt den Umdrehreflex verschwinden. Im Wasser fällt das Tier nach vorn um, und die Beine führen ununterbrochen Bewegungen aus. Lokomotion erfolgt nicht spontan. Wird das Tier aber gereizt, so werden mitunter einige Schritte vorwärts gemacht, wobei nur die drei ersten Beinpaare tätig sind.

Reizung der Bauchganglien bewirkt auch hier tetanische Reaktion aller Körperglieder. Besondere Reaktionen (Autotomie), in den entsprechenden Beinen lokalisiert, treten nur bei Reizung eng begrenzter Gegenden der Ganglienmasse auf. Erfolgt aber die Verletzung dieser Regionen zu rasch oder zu tief, dann entsteht keine Autotomie, während jedoch eine manchmal sehr starke motorische Reaktion der Beine auftritt.

Auf Veranlassung und unter Leitung J. Loebs führte I. Hyde (48) Versuche über die Funktionen der einzelnen Teile des Zentralnervensystems von *Limulus polyphemus* aus, mit besonderer Berücksichtigung der Atemzentren.

Limulus, der in der letzten Zeit durch die Untersuchungen nordamerikanischer Physiologen in unserem Fach recht bekannt geworden ist, gehört zwar zu einer Gattung, über deren systematische Stellung die Zoologen noch nicht einig sind. Lange Zeit wurde sie allgemein den Crustaceen zugerechnet; jetzt wird sie von einigen den Arachnoideen angeschlossen. Ihr Nervensystem und ihre Lebensweise haben jedoch viele Aehnlichkeiten mit denen der Crustaceen; deshalb seien hier die entsprechenden Versuchsergebnisse an der Hand der Loebschen Abhandlung (51) angeführt.

1) Einem *Limulus* wurde das ganze Zentralnervensystem entfernt, mit Ausnahme eines kleinen Stückes des Schlundringes auf der linken Seite und der Bauchganglien. Beide übriggelassenen Stücke besaßen natürlich keinen Zusammenhang. Der geschonte Teil des Schlundringes (der aus Nervenfasern und Ganglien besteht) lag in gleicher Höhe mit den drei Kieferanhängen, die zur Nahrungsaufnahme dienen. Diese drei Kieferanhänge behielten ihre Funktion, und Freßbewegungen wurden reflektorisch ausgelöst, wenn Fleisch auf die Anhänge gelegt wurde. Die übrigen Extremitäten waren völlig gelähmt, mit Ausnahme der Kiemen am Bauche. Dieses Tier, das wirklich nur „eine Freß- und Atemmaschine“ war, wurde künstlich gefüttert und am Leben gehalten.

2) Es ist ferner durch Patten gezeigt worden, daß jedes einzelne Freßbein noch Nahrung aufnimmt und zum Munde befördert, wenn dasjenige Stückchen des Schlundringes erhalten ist, aus dem seine Nerven entspringen. Diese Freßbeine unterscheiden die chemische und die taktile Natur der ihnen angebotenen Nahrung in derselben Weise wie die Tentakel der Actinien (vgl. p. 42 f.) und sie verweigern die Annahme, wenn die ihnen angebotenen Stoffe gewisse chemische und mechanische Bedingungen unerfüllt lassen.

3) Entfernt man eine Hälfte (z. B. die rechte) des Oberschlundganglions, so zeigt das Tier meist Kreisbewegungen nach der unverletzten (linken) Seite. Durchschneidet man den Schlundring auf einer Seite, so treten zunächst auch Kreisbewegungen auf, aber nach der verletzten Seite. Sie dauern ferner nur so lange an, bis die Wunde geheilt ist. Auch die nach Abtragung der einen Gehirnhälfte auftretenden Zwangsbewegungen verschwinden übrigens wieder nach einiger Zeit.

Nach Abtragung des ganzen Oberschlundganglions ist das Tier noch imstande, Nahrung aufzunehmen, welche man ihm auf die Mundorgane legt. Dagegen scheint es, daß solche Tiere ihre Spontanität verlieren, soweit dieselbe in Progressivbewegungen zum Ausdruck kommt. Sie behalten auch abnorme Stellungen bei, die man ihnen künstlich gibt. Zur Zeit der Brunst kümmerten sich männliche großhirnlose Limuli nicht mehr um die Weibchen. Dagegen suchen die Beine einen irritierenden Gegenstand von der Körperoberfläche zu entfernen.

4) Nach Exstirpation des Unterschlundganglions zeigt sich das Tier sehr ruhig und bleibt oft tagelang an derselben Stelle liegen. Seine Atembewegungen gehen jedoch in völlig normaler Weise weiter, und es weist sonst keine abnormen Erscheinungen auf. Nur die Streckmuskeln im Thorakoabdominalgelenk sind infolge von Nervenverletzungen gelähmt.

5) Die vier (resp. sechs) Ganglien des Abdomens versorgen die fünf Kiemenfüße des Tieres. Entfernt man den ganzen Rest des Zentralnervensystems mit Ausnahme dieser Ganglien, so geht die rhythmische Atemtätigkeit doch unverändert weiter. Unmittelbar nach der Operation, die mit großem Blutverlust verbunden ist, können freilich die Atembewegungen eine Stunde lang oder länger stocken. Berührt man dann die Kiemenplatten, so löst der Reiz eine Reihe rhythmischer Atembewegungen aus, die aber bald wieder aufhören. Nach einiger Zeit beginnen jedoch die Kiemenfüße spontan ihre Atembewegungen wieder, die nur zeitweise durch einen Krampf unterbrochen werden, was übrigens auch bei normalen Individuen der Fall ist. Alle Kiemenfüße bewegen sich in gleichem Tempo koordiniert. Möglicherweise entsteht die erste Bewegung in dem ersten Fuß, um sich dann der Reihe nach auf die folgenden Kiemen zu erstrecken, aber rasch genug, um das Ganze als gleichzeitig erscheinen zu lassen.

Werden nun durch weitere Schnitte die einzelnen Ganglien des Bauchstranges voneinander getrennt, so setzen die entsprechenden einzelnen Kiemenfüße ihre rhythmischen Bewegungen fort. In diesem Fall verschwindet aber die Koordination mit den übrigen Füßen, obwohl der Bewegungsrhythmus der vor und hinter der Schnittstelle gelegenen Beine der gleiche bleibt. Die Phase ist dagegen in den getrennten Ganglien ungleich.

Man kann übrigens selbst irgendein Ganglion isolieren, d. h. die Kommissuren vor und hinter demselben durchschneiden, ohne daß das zugehörige Kiemenbein seine Bewegungen einstellt.

Die hier vorkommende Koordination wird nach Loeb in ganz ähnlicher Weise zustande kommen wie bei den Medusen (vgl. p. 87 f.). Das zuerst resp. das am schnellsten tätige Ganglion erregt nämlich die mit ihm normalerweise verbundenen übrigen Ganglien.

6) Von jedem Ganglion der Bauchkette entspringt ein vorderer und ein hinterer Nerv. Schneidet man den hinteren Nerv durch und reizt man den peripheren Stumpf desselben, so erhält man Bewegungen des entsprechenden Kiemenfußes, während die übrigen Füße in Ruhe bleiben. Reizung des zentralen Stumpfes bewirkt heftige Bewegungen des gesamten Tieres. Reizung des peripheren Stumpfes des vorderen Nerven hat dagegen keinen motorischen Effekt zur Folge. Reizung des zentralen Stumpfes erzeugt Erregung im ganzen Tier. Der hintere Nerv würde also sensible und motorische Fasern enthalten, der vordere wäre dagegen rein sensibel.

Nach Steiner (74) wird am Flußkrebs und an den Meerkrabben durch Abtragung des Oberschlundganglions die Lokomotion definitiv vernichtet, obgleich sämtliche Extremitäten ungelähmt sind, und ihre Reflexerregbarkeit bleibt erhalten mit Ausnahme der gelähmten Kopfanhänge. Durchschneidung beider Dorsoventralkommissuren hat dasselbe zur Folge mit dem Unterschiede, daß hier Augen und Antennen ungelähmt sind.

Geköpfte Mauerasseln (Isopoden, *Oniscus murarius*) setzen dagegen ihre Lokomotionsbewegungen fort wie im normalen Zustande.

Abtragung der einen Hälfte des Oberschlundganglions, sowie Durchtrennung der einen Schlundkommissur am Flußkrebs und Krabben, bezw. halbseitige Köpfung an der Mauerassel bewirken Kreisbewegungen nach der unverletzten Seite.

Daraus wird einfach gefolgert, daß im Oberschlundganglion das „allgemeine Bewegungszentrum" enthalten ist.

Steiner stellte übrigens noch weitere Durchschneidungs- und Reizungsversuche an, ohne jedoch zu neuen oder einwandfreien Ergebnissen zu gelangen.

P. Celesia (19, 20) versuchte, an *Palinurus vulgaris* Hemmungserscheinungen in der Ganglienkette durch künstliche elektrische Reizungen experimentell nachzuweisen. Er verfuhr hierzu folgendermaßen: Rhythmische faradische Reizung der Ganglienkette des Abdomens bewirkte rhythmische Flexionen des Schwanzes, die graphisch verzeichnet wurden. Zugleich wurde eine andere Stelle des Nervensystemes faradisch gereizt, um die Folgen dieser neuen Erregung auf die rhythmischen Bewegungen des Schwanzes festzustellen. Die beobachteten Folgen waren verschiedener Natur; indem sie entweder in Hemmung oder in Verstärkung (Dynamogenie, d. h. es traten tetanische Krämpfe auf) der rhythmischen Schwanzbewegungen bestanden. Das Oberschlundganglion zeigt nicht immer und ausschließlich Hemmungserscheinungen. Bei Anwendung starker Reize reagiert es immer mit dynamogenen Wirkungen; bei Anwendung schwacher Reize treten dagegen vorwiegend Hemmungswirkungen auf. Auch die übrigen Ganglien können unter Umständen hemmend sein, doch herrschen bei ihnen, mehr als beim Oberschlundganglion, dynamogene Effekte vor. Sowohl die Hemmungs- wie die dynamogenen Wirkungen können in auf- wie in absteigender Richtung erhalten werden, und zwar nicht bloß von den unteren auf die oberen Abdominalganglien, sondern selbst von den Abdominalganglien, namentlich vom Analganglion auf die Thorax- und Kopfbeine.

Nach A. Caselli (18) werden schließlich an *Palinurus vulgaris* durch faradische Reizung des oberen Schlundganglions die Schwanz- und Kloakenbewegungen gehemmt, die durch rhythmische faradische Reizungen der Konnektive des Bauchstranges ausgelöst werden.

Bethes eingehende Untersuchungen zerfallen in zwei Hauptreihen, von denen die eine an Krabben (*Carcinus maenas*), die andere an Krebsen (namentlich *Astacus fluviatilis*) ausgeführt wurden.

Das Verdienst Bethes, das diesen Forscher vor den übrigen, namentlich den älteren Experimentatoren, auszeichnet, besteht darin, daß er, wie wir oben (p. 255 f.) gesehen haben, vor allem bei *Carcinus maenas* zunächst die verschiedenen Reflexe und Handlungen des Nervensystems unter normalen Umständen kennen zu lernen und zu analysieren suchte, um erst dann die Wirkungen festzustellen, die durch künstliche Reizung oder Abtragung der verschiedenen Bestandteile des Nervensystems auf ihr Zustandekommen ausgeübt werden. Somit genügte er einer der wichtigsten logischen Forderungen der physiologischen Experimentalforschung (vgl. p. 16 f.) und war in der Lage, wichtigere Ergebnisse aus seinen Versuchen abzuleiten.

I. Bethes Untersuchungen an *Carcinus maenas* (5).

1) Elektrische Reizung der vom Bauchmarke entspringenden Nerven ergab, daß alle Nerven des Bauchmarkes gemischter Natur sind. Denn erstens tritt bei Reizung des zentralen Stumpfes eines jeden Nerven eine allgemeine Reaktion des Tieres auf, zweitens erfolgt bei Reizung des peripheren Stumpfes immer eine

Bewegung in der zugehörigen Extremität derselben Seite, und zwar fast immer in ganz bestimmten Muskelgruppen.

Von den Gehirnnerven ist der N. tegumentarius rein sensibel (rezeptorisch). Denn durchschneidet man diesen Nerven und reizt den zentralen Stumpf mechanisch oder elektrisch, so erfolgt heftiges Einklappen der Augen und Antennen und eventuell bei stärkerem Reiz Strampeln mit den Beinen. Reizt man den peripheren Stumpf, so erfolgt keine Reaktion.

„Rein motorisch ist vielleicht der Oculomotorius. Der Opticus führt außer den photorezeptorischen auch tangorezeptorische und motorische Fasern."

Versuche an Kopfganglien.

2) Auf Grund der Folgeerscheinungen, die nach Durchschneidung beider Schlundkommissuren vor oder hinter den Schlundganglien auftreten, kommt Bethe zu folgenden Schlüssen.

„Die Zentralteile, welche dem Vorgang der Nahrungsaufnahme, des Aufbäumens, des Umdrehreflexes, der Verteidigungsreflexe, des Autotomierens und der Kopulation vorstehen, liegen allein im Bauchmark. Das Vermögen der ‚Unterscheidung' zwischen kopulationsreifen Weibchen und anderen Gegenständen gleicher Größe und die Korrelationen, welche den typischen Brachyurengang (Seitengang) ausmachen, sind im Gehirn lokalisiert. Der Vorwärtsgang ist dagegen im Bauchmark vorgebildet."

Aus den Folgen der Herausnahme beider Schlundganglion folgert Bethe, daß diese Ganglien „nichts mit der Chemorezeption zu tun haben, daß also wahrscheinlich das Mundfeld, welches, soweit dies nachweisbar ist, nur Nerven vom Schlundganglion empfängt, nicht der Sitz der Chemorezeptionsorgane ist. Es folgt ferner, daß die Schlundganglien das Reflexzentrum der Schlundbewegungen sind, und daß der Schluckakt unabhängig vom Gehirn und vom Bauchmark vor sich geht, da Nahrung, die bis zum Mundfeld vorgeschoben ist, sowohl geschluckt wird nach Durchschneidung der Kommissuren vor wie hinter den Schlundganglien."

3) Nach Durchschneidung einer Schlundkommissur (rechts) zeigen die Beine und die Schere der entsprechenden Seite eine deutliche 60—80 Proz. betragende Verminderung der Muskelkraft. Bei der Ausführung einiger der obigen Reflexe sind ferner verchiedene Störungen feststellbar, wie z. B. eine eigentümliche Inkoordination bei den Gehbewegungen der Beine beider Seiten. Wird nämlich die linke oder rechte Beinseite leise berührt (ein Reiz, bei dem ein normales Tier noch nicht zu gehen anfangen würde), so beginnen häufig die Beine der rechten Seite allein zu gehen. Auf der linken Seite gehen die Beine in typischer Weise nach der üblichen Gangart. Auf der rechten Seite bewegen sich dagegen die Beine immer in ein und derselben unabhängigen Reihenfolge; niemals beteiligen sie sich an der Gangart der linken Seite. Außerdem werden bei Rechtsgang auf der linken Seite viel mehr und kleinere Schritte gemacht als rechts.

Beim Starrkrampfreflex zeigt sich ein Ueberwiegen der Flexoren der rechten Extremitäten über die Extensoren.

Reflektorische Abwehrbewegungen beim Festhalten eines Beines sind, soweit sie mit den linken Extremitäten erfolgen, viel kräftiger

und geschickter als rechts. „Mechanischer Reiz der Kopforgane der linken Seite hat lokale Abwehr mit den Scheren beider Seiten zur Folge. Bei einem Reiz, der links diesen Effekt hervorruft, erfolgt rechts nichts. Kneift man das Auge oder eine Antenne der rechten Seite stark, so tritt eine allgemeine Unruhe der Extremitäten beider Seiten ein, eine lokale Abwehr erfolgt aber nicht."

4) Nach Spaltung des Gehirns von vorn bis hinten in der Mittellinie treten auf einseitige Reizung der Kopfanhänge nur einseitige Reflexe auf. „Die Reizleitung von einer Gehirnhälfte auf die andere findet also nur durch die queren Kommissuren des Gehirns selber statt; sie kann nicht durch das Bauchmark gehen."

Kompensationsbewegungen der Augen sind völlig geschwunden.

Von den einzelnen queren Kommissuren des Gehirns schnitt Bethe dann die folgenden durch: a) die Opticuskommissur, deren Spaltung keine nennenswerten Störungen hervorrief; b) Längsspaltung des Gehirns vom vorderen Rande bis zum Mittelloch, wonach zwar die Kompensationsbewegungen der Augen verschwinden, die gekreuzten Reflexe der Kopfanhänge aber erhalten bleiben. „Die quere Reizleitung geht also ganz oder zum größeren Teil durch die Querkommissuren des Gehirns, welche hinter dem Mittelloch gelegen sind." c) Spaltung des Gehirns in der Mittellinie vom hinteren Rande bis zum Mittelloch hat in der Tat zur Folge, daß einseitige mechanische Reize nur mit einer Reaktion der gleichseitigen Kopforgane beantwortet werden. Photische Reize, welche auf ein Auge wirken, scheinen dagegen regelmäßig Reaktionen der beiden ersten Antennen hervorzubringen. Die Uebertragung letzterer Reize von einer Kopfseite auf die gekreuzte Gehirnhälfte würde also durch die Querkommissuren, welche vor dem Mittelloch liegen, erfolgen.

5) Nach Durchschneidung des Oculomotoriusbündels, welches sich im Neuropilum oculomotorii mediale verzweigt, ist die Flektierbarkeit des Auges vollkommen erloschen, denn dieses bleibt stets aus der Augengrube herausgestreckt und anormal der Mittellinie genähert. Wird es in die Augengrube hineingedrückt, so springt es sofort wieder hervor, da die Extensoren allein tätig sind. Das genannte Neuropilum ist also der zentrale Sitz der Augenbeuger.

6. Aus den Folgen der Herausnahme eines oder beider Globuli schließt Bethe, daß in denselben „die Korrelation der Gangbewegungen (Schrittzahl) und die Beziehungen zur Anziehung der Erde" eine zentrale Stätte haben. (Eintritt des Umdrehreflexes bei Bauchlage nach Aufhebung der Berührung der Beine mit dem Boden und Streichen des Rückens.) Außerdem stellen die Globuli den reflexhemmenden Teil des Gehirns dar, da sich nach deren Abtragung eine allgemein gesteigerte Reflexerregbarkeit und eine große Ruhelosigkeit zeigt.

7) Die Abtragung des ganzen vorderen Ganglienzellpolsters (Cellulae superiores mediales) „läßt 1) die Kompensationsbewegungen erlöschen, 2) bringt sie eine Veränderung in der Innervation der Extremitäten hervor, so daß die Flektoren über die Extensoren die Oberhand gewinnen, 3) macht sie den Brachyurengang (Seitengang) unmöglich und läßt nur noch den Vorwärtsgang fortbestehen." Nach Abtragung der einen Hälfte des vorderen Ganglienzellpolsters (rechts) treten erst nach einiger Zeit ver-

schiedenartige Ausfallserscheinungen auf, die also nicht als **direkte** Folge der Fortnahme der genannten Ganglienzellen zu deuten sind. Und zwar tritt Ausfall der Kompensationsbewegungen am schnellsten auf; Ausfall des Seitwärtsganges und Inkoordination zwischen Streckern und Beugern auf der operierten Seite erst nach 36—48 Stunden. „Hand in Hand mit der Entwicklung der Ausfallserscheinungen geht eine starke Verkleinerung des ganzen rechten Gehirns; besonders in den Opticusneuropilen der operierten Seite finden sich Hohlräume und starke Substanzverluste mit gleichzeitiger Vermehrung der Bindegewebs-(Glia?)Kerne."

8) **Isolierung der Neuropila Antennarii secundi in Zusammenhang mit dem Antennarius und Forträumung aller ansitzenden Ganglienzellen.** Das ist der bekannte Versuch Bethes, auf Grund dessen Ergebnis er zu der Ansicht kam, daß der Ganglienzellkörper nur eine nutritive Rolle spielt. Zur Ausführung dieser mühsamen Operation wurde er durch eine anatomische Betrachtung veranlaßt: „Fast alle Ganglienzellen von *Carcinus* sind unipolar, und oft läuft der Achsenfortsatz der Zelle weite Strecken dahin, ehe er die ersten Dendriten abgibt und die periphere Faser entsendet .... Es schien mir nun sehr sonderbar, daß nach der allgemein herrschenden Ansicht der durch die rezeptorischen (sensiblen) Nerven in das Zentralorgan tretende Reiz durch die Dendriten zu der weit entfernten motorischen Ganglienzelle einen großen Teil desselben Weges rückwärts und dann erst in die periphere Faser gehen sollte, anstatt direkt von den Dendriten auf dem viel näheren Wege auf die motorische Faser überzugehen. Diese Frage war leicht dadurch zu entscheiden, daß man die Ganglienzellen mit dem Achsenfortsatz unter Schonung des Neuropils von motorischen Neuronen abtrennte; wäre die Ganglienzelle zum Funktionieren absolut nötig, so müßte gleich nach der Operation eine Lähmung der betreffenden Muskeln eintreten; im anderen Falle, wenn der Reizstrom direkt vom Dendriten zur peripheren Faser, ohne die Ganglienzelle passieren zu müssen, übergehen könnte, so müßte die Lähmung ausbleiben, wenigstens für einige Zeit" ... „Um die Sache sicher zu stellen, war es nötig, ein Neuropil mit seinen peripheren Nerven ganz von dem übrigen Zentralnervensystem zu trennen und aller anhängenden Ganglienzellen zu berauben. Die einzige Stelle, an der dies ausführbar erschien, ist der an jeder Schlundkommissur liegende Gehirnzipfel, der die Neuropile der zweiten Antenne enthält und auch hier ist die Ausführung der Operation so schwierig, daß sie mir nur in wenigen Fällen ganz geglückt ist". In den zwei geglückten Fällen wurden während der 2 oder 3 Tage nach der Operation sowohl reflektorisch wie spontan auftretende Beugungen (mit nachfolgender Streckung) der entsprechenden Antenne beobachtet. Mitunter war die Reflexerregbarkeit erhöht. Stets wurden aber diese Bewegungen im Laufe des 2. und 3. Tages nach der Operation schwächer und hörten spätestens am 4. Tage nach der Operation ganz auf.

Auch nach **Fortnahme der Cellulae angulares**, die mit Fasern des Antennarius II in Verbindung stehen, wurde Aehnliches beobachtet.

Daraus zieht Bethe den Schluß, „daß Neurone nach Fortnahme der zugehörigen Ganglienzellen noch einige Zeit in anscheinend unverminderter Weise ihre Funktion auszuführen vermögen, daß sogar

die Reflexerregbarkeit nach Fortnahme der motorischen Ganglienzellen erhöht wird. Für das dauernde Funktionieren der Neurone ist aber ihre Verbindung mit den Ganglienzellen notwendig, so daß ich berechtigt zu sein glaube, in erster Linie ein nutritives Zentrum für das ganze Neuron in der Ganglienzelle zu erblicken".

(Die theoretische Tragweite dieses Versuchsergebnisses wurde später von den Gegnern der Neuronlehre wohl zu sehr überschätzt, wie besonders M. Verworn (80) klargelegt hat.)

Nach Abtrennung des Neuropils vom übrigen Zentralnervensystem unter Schonung der ansitzenden Ganglienzellen blieb die Reflexerregbarkeit der Antenne während der folgenden sieben Beobachtungstage ganz wie beim unversehrten Tiere erhalten.

9) Elektrische Reizung einer Schlundkommissur bewirkt nach Bethe stark krampfartige Streckung der Beine beider Seiten nach der gereizten Seite hin und Spreizen der Scheren. Reizung des Neuropilum oculomotorii mediale ruft immer Einziehen des Auges derselben Seite hervor. Reizung oberhalb des Neuropilum oculomotorii laterale bewirkt häufig Vorstreckung des Auges; bisweilen aber auch Einziehung oder zitternde Bewegung des Auges, was aber wahrscheinlich auf den Oculomotorius treffenden Stromschleifen beruht. Reizung des Neuropilum Antennarii II mediale hat fast regelmäßig Ausstrecken der zweiten Antenne zur Folge. Auf Reizung des Neuropilum Antennarii II laterale erfolgt immer Flexion der zweiten Antenne. Auf Reizung eines Beinganglions tritt häufig außer anderen Bewegungen Autotomieren des betreffenden Beines ein.

Versuche am Bauchmark.

10) Nach Operationen am Bauchmark konnten die Tiere nicht am Leben erhalten werden, was eine Folge der ungünstigen Lage des Bauchmarks ist. Nach Freilegung des Bauchmarks bleiben jedoch einige Minuten lang die von ihm innervierten Teile reflexerregbar, so daß folgende Beobachtungen gemacht werden konnten.

Nach Querdurchschneidung im fünften Mundganglion bleiben lokale (Abwehr-)Reflexe der Beine und der Scheren erhalten. Gehbewegungen und Umdrehreflexe sind aber verschwunden.

Nach Durchschneidung der Längskommissur zwischen zweitem und drittem Schreitbeinganglion auf der rechten Seite wird das dritte und vierte rechte Bein auf Reiz angezogen. Auf Reiz anderer Beine tritt Seitwärtsgang ein nach der dem Reizort gegenüberliegenden Seite. Es beteiligen sich dabei aber nur das erste und zweite rechte und alle linken Beine. Das dritte und vierte rechte wird geschleift.

Nach Durchschneidung der Querkommissuren des dritten und vierten Beinganglions laufen die Tiere mit allen Beinen auf Reiz rein seitlich, wobei ein Unterschied in der Setzung des dritten und vierten Beines nicht zu bemerken ist. Auf den Rücken gelegt werden die vierten Beine zur Umdrehstellung wie gewöhnlich unter den Rücken geschoben.

Nach Durchschneidung der Längskommissuren hinter den Mundganglien und zwischen dem zweiten und dritten Schreitbeinganglion erfolgt das Autotomieren der Beine nach Amputation im zweiten Glied in normaler Weise. Ohne Ganglion, d. h. nach Durchschneidung

der peripheren Nerven, kommt die Autotomie nicht mehr zustande. Die Autotomie ist also ein Reflex, welcher für jedes Bein in der gleichzeitigen Hälfte des zugehörigen Ganglions lokalisiert ist.

II. Untersuchungen an Krebsen (*Astacus fluviatilis*).

Versuche am Kopfganglien.

1) Die Folgen der Durchschneidung beider Längskommissuren zwischen dem Gehirn und dem Bauchmark wurden an *Astacus fluviatilis* vor allem von Ward (81) und A. Bethe (6) genau studiert, die im wesentlichen zu folgenden Resultaten gelangten.

Als Ausfallserscheinung tritt eine völlige Unterbrechung in der Leitung der Erregungen von den vom Gehirn innervierten Kopfteilen zu den durch das Bauchmark innervierten Erfolgsorganen ein und umgekehrt. So erfolgt keine Reaktion des Hintertiers, wie stark man auch eine Antenne oder ein Auge reizen mag.

Die Tiere zeigen keine spontane Lokomotion mehr. Sich selbst überlassen, liegen sie auf dem Bauch ohne Ortsveränderung, bewegen aber fortwährend die Beine, bald alle, bald nur wenige, indem sie entweder mit den Beinen im Takt der Gehbewegungen auf- und abpendeln, oder sie gegenseitig oder den Körper putzen. Die Pedes spurii zeigen anscheinend keine Veränderung in ihren normalen schwingenden Bewegungen (durch die das Atemwasser in Zirkulation gehalten wird). Der Schwanzfächer ist seltener ausgebreitet als zusammengeklappt. Bei genauer Betrachtung der Lage des Tieres findet man, daß der Körper nicht, wie normalerweise, den Boden berührt, sondern etwas erhoben ist. Dies kommt dadurch zustande, daß die Beine im Hüftgelenk stärker flektiert sind als normal, so daß sie steiler stehen.

Künstliche Reizung (wie Berührung) veranlaßt jedoch das Tier, Lokomotionsbewegungen nach vorwärts auszuführen, wobei der Körper noch mehr gehoben wird. „Die Beine werden in derselben Reihenfolge gesetzt, wie bei einem normalen Tier. Das Tempo ist langsam, und auch durch kräftigeres Reizen läßt sich kein schneller Gang hervorrufen. Dabei schwankt er leicht hin und her, geht aber ganz gerade vorwärts. Wenn er so etwa 20—25 cm vorwärts gegangen ist, wird der Gang langsamer, und nachdem er noch einige Zeit auf der Stelle Gangbewegungen gemacht hat, bleibt er ruhig stehen und fängt wieder an zu putzen oder langsam mit den Beinen zu pendeln. Seitliche Stützpunkte oder dunkle Ecken werden nie aufgesucht. Er bleibt stehen, wo er gerade hinkommt“. Rückwärtsgang läßt sich auf keine Weise auslösen (Bethe, Miller, 58).

Auf den Rücken gelegt, zeigen die Tiere noch den Umdrehreflex (Bethe). Das Umdrehen geschieht jedoch immer mit den Beinen, während der normale *Astacus* außer mit den Beinen noch durch starke Schwanzschläge sich umdrehen kann. Legt man das Tier auf den Rücken, hält es in dieser Lage kurze Zeit fest und läßt dann ganz behutsam, ohne das Tier zu erschüttern, los (verfährt man also wie zur Herbeiführung der sogenannten Hypnose der Tiere, vgl. oben p. 258), so bleibt es, ohne daß der Umdrehreflex eintritt, auf dem Rücken liegen ... Dabei werden die Beine fortwährend im Rhythmus des Gehens bewegt, der oft Unterbrechungen erfährt, um nach einer Pause wieder einzusetzen. Ueberdies treten ferner noch andere kompliziertere Be-

wegungen der Beine und der Schere zutage, wie Putz- und Fütterbewegungen (Ward). Zuweilen beobachtet man auch, daß die Schere eines Gangbeines das gegenüberliegende Bein ergreift und an ihm zerrt, oder daß die beiden Scheren ineinander greifen und sich hin- und herziehen. Auch hier tritt der Umdrehreflex sofort ein, wenn man das Tier künstlich (z. B. durch Berührung) reizt.

Abwehrreflexe am ganzen Tiere (außer den Kopforganen) sind noch sämtlich vorhanden, obwohl dabei eine Muskelschwäche feststellbar ist (wie beim *Carcinus*, vgl. p. 286).

„Das Tier ist imstande zu fressen und trifft dabei eine Auswahl. Zwar werden häufig Steinchen, Holzstücken oder dergleichen mit den Scheren der Gangbeine erfaßt und zum Munde befördert, aber, wenn sie in die Nähe des Mundes gelangt sind, werden sie fortgeworfen. Ein Stück Fleisch wird aber immer in den Mund geschafft und gekaut. Das Schlucken ist hier wie bei *Carcinus* erschwert . . . Papierstücken, die mit Fleischsaft getränkt sind, werden ebenso verarbeitet. Auch Steine, die mit Fleischsaft bestrichen sind, werden bis zum Munde befördert, werden aber nicht gekaut, sondern meist gleich, nachdem sie die Pedes maxillares berührt haben, fallen gelassen. Bringt man ein Stück Fleisch in die Nähe des Mundes, ohne das Tier zu berühren (das Experiment ist unter Wasser auszuführen), so tritt zuerst nach einigen Sekunden eine Bewegung der äußeren Maxillarfüße ein und dann greift eine Schere mit ziemlich großer Treffsicherheit danach und führt es zum Munde. Die Entfernung vom Munde kann bis zu 4 cm betragen“. Daraus folgert Bethe, daß die Fütterbewegungen, d. h. das Greifen nach Gegenständen und ihre Beförderung zum Munde durch Berührungsreize und durch chemische Reize in Verbindung mit Berührungsreizen ausgelöst werden können, daß aber zur Aufnahme zwischen die Pedes maxillares erstens ein gewisser chemischer Reiz und zweitens ein gewisser mechanischer Reiz (eines weichen Körpers) notwendig ist.

Reflektorische Hemmung der oben erwähnten rhythmischen fortdauernden Bewegungen der Beine, besonders der Pedes spurii, tritt durch Berührung des Anus plötzlich ein (Ward, Bethe).

Schläge mit dem Abdomen sind durch mechanische Reizung des Abdomens sehr schwer auslösbar.

2) Nach Spaltung des Oberschlundganglions in der Mittellinie (Bethe, Ward) unterscheiden sich die Tiere von normalen hauptsächlich in drei Punkten: Fortfall der Kompensation der Augen, Fortfall der Erregungsübertragung bei Reizung einer Kopfseite auf die gekreuzte und Fortfall des negativen „Phototropismus“, d. h. die Tiere suchen nicht mehr dunklere Orte in ihren Bassins auf, obwohl sie immer noch gern Ecken und Winkel bewohnen. Letztere Eigenheit würde nach Bethe auf einer anderen Eigenschaft beruhen, die er Kalyptrotropismus (das Suchen nach mechanischer Bedeckung) genannt hat (vgl. oben p. 257), die also nicht mit Lichtreizen, sondern mit mechanischen Reizen zusammenhänge. Circusbewegungen, wie sie Ward angibt, fehlen nach Bethe vollständig. Nach Holmes (46) verschwindet nach Halbierung des Oberschlundganglions bei *Talorchestia longicornis* (einem terrestrischen Amphipoden) sowie bei einigen Insekten ihre positive „Phototaxis“.

3) Durchschneidung einer (rechten) Längskommissur zwischen Gehirn und Bauchmark (Bethe, Ward).

α) Uebereinstimmend läßt sich eine Asymmetrie in der Haltung der großen Antennen und der Augen feststellen. Der rechte Augenstiel liegt dem seitlichen Augenhöhlenrande beinahe an, wird weiter vorgestreckt als sonst und bildet infolgedessen mit dem Rostrum einen größeren Winkel als in der Norm.

β) „Auch schon bei mäßiger Berührung der linken Kopfseite greift die Schere derselben Seite und bei etwas stärkerem Reiz auch die der anderen Seite ganz lokal nach der gereizten Stelle. Zugleich tritt Flucht nach rückwärts ein (Schwanzschlag oder Gehbewegungen). Dieselben Reize, rechts angebracht, bewirken gar keine Reaktion der Thoraxgliedmaßen. Erst, wenn man eine Antenne oder das Auge recht energisch kneift, tritt eine allgemeine Unruhe und ein schwaches Zurückweichen auf, niemals aber ein Hingreifen mit den Scheren, ein geordneter Abwehrreflex" (Bethe).

Bezüglich der Ruhelage und der Lokomotion verhalten sich die operierten Tiere verschieden. Einige liegen ganz wie normale im Wasser. Andere liegen rechts immer höher als links, indem die rechten Beine stärker gekrümmt, mehr gespreizt und mit dem Dactylopoditen spitzer eingesetzt sind. Noch andere liegen bald mehr nach rechts, bald mehr nach links geneigt, häufiger allerdings nach links. In diesem Falle kann man häufig beobachten, daß die Beine der höher liegenden Seite fortwährend pendelnde Bewegungen machen.

Hinsichtlich der Lokomotion vermögen manche Exemplare vollkommen gerade (ein wenig schwankend) zu gehen. Doch verhält sich die Mehrzahl anders. Fangen sie von selbst an zu gehen, so gehen sie etwas nach links im Kreise herum. Diese Kreise sind aber sehr groß (von einem Durchmesser von etwa 1—2 m). Dabei bewegen sich die Beine auf beiden Seiten im gleichen Tempo, ganz in der Reihenfolge normaler Tiere. Werden sie künstlich gereizt, so verändert sich das Bild sofort. Die rechten Beine bewegen sich dann sehr schnell und greifen weit nach vorn aus, während die linken Beine ihr Tempo nicht ändern oder dasselbe noch verringern. Infolgedessen entstehen oft sehr kleine Kreise (Durchmesser 15—25 cm) links herum. Die Tiere sind jedoch auch imstande, unter besonderen Umständen (nämlich, wenn sie nicht gereizt werden) nach rechts umzubiegen.

Die Beine, besonders aber die Schere der rechten Seite, zeigen sich deutlich geschwächt. Auch am Schwanzfächer zeigen sich Asymmetrien, indem er nur selten auf beiden Seiten gleichstark ausgebreitet ist. Meistens ist er rechts ganz eingeklappt und links ausgebreitet. Auch das Abdomen zeigt auf der rechten Seite einen geringeren Muskeltonus, infolgedessen erscheint es nach links gekrümmt. Es sind nämlich die Abdominalringe rechts lose und leicht beweglich wie bei einem toten Tiere, während sie links fest aneinander gezogen sind.

Der Umdrehreflex geht nicht verloren.

Versuche am Bauchstrang.

Bethe nennt die ersten sechs Thorakalganglien (die man sonst vielfach als erstes Thorakalganglion bezeichnet findet), wie beim *Carcinus* die Mundganglien, da sie die sechs Mundbeinpaare versorgen. Makroskopisch sind übrigens diese Ganglien ziemlich undeutlich voneinander abgesetzt. Die nächsten vier Ganglienpaare, welche durch deutliche Längskommissuren voneinander getrennt sind, werden von Bethe nach ihrem peripheren Innervationsgebiete Scherenganglion und

erstes, zweites, drittes Schreitbeinganglion genannt. (Das dritte und vierte Schreitbeinganglion sind wieder weniger deutlich voneinander abgesetzt.) Danach folgt dann die Kette der Abdominalganglien.

4) Durchschneidung beider Längskommissuren zwischen den Mundganglien und dem Scherenganglion.

Nachdem der schwere traumatische Shock verschwunden ist, zeigen die Kopforgane (Augen, Mundbeine) normale, vielleicht etwas gesteigerte Reflexe. Reize, welche am Vordertier angesetzt werden, werden jedoch vom Hintertier nicht beantwortet. Ebenso umgekehrt.

Der Umdrehreflex ist völlig verschwunden. Die Tiere liegen ja fast immer auf dem Rücken. Ebenso fehlt jede Andeutung des Ganges. Die Beine führen eine Menge komplizierter Bewegungen aus, aber niemals solche, die mit den normalen Gehbewegungen irgendwelche Aehnlichkeit haben.

Die Beine bewegen sich sonst fast ununterbrochen. Meist sind sie unaufhörlich damit beschäftigt, das Abdomen, die Pedes spurii oder sich gegenseitig zu putzen und zu scheuern. „Dabei kommen sehr komplizierte Bewegungen zustande; so krümmt sich z. B. ein Bein öfter zusammen, um die Haare am Basalglied mit der kleinen Schere zu kämmen. Daneben tasten die Beine überall suchend umher. Gibt man einer Zange eines Gangbeins ein Stück Fleisch oder Papier, so kommen sofort andere Beine heran, fassen es gut und befördern das Stück zum Mund . . . Es ist überraschend, zu sehen, wie diese Gliedmaßen mit vollkommener Treffsicherheit die Stücke zum Munde befördern und sie zwischen die Maxillarfüße zu schieben suchen, trotzdem gar keine Leitung zwischen den Mundteilen und den Beinen mehr besteht, daß man jedesmal versucht ist, an der guten Ausführung der Operation zn zweifeln. Meist verweigern die Mundgliedmaßen die Annahme des Stückes, auch wenn es Fleisch ist. Dann halten es die Beine (meist das erste Paar) mit ihren Zangen stundenlang an den Mund oder vielmehr an die Maxillarfüße gepreßt, immer wieder (besonders bei irgendeinem leichten Reiz) versuchend, es hineinzuschieben . . . Nur durch sehr starke Reize vermag man, die Beine, welche einen Bissen vor den Mund halten, dazu zu bringen, das Stück fallen zu lassen. Es tritt hierbei noch augenscheinlich eine Auswahl im Material ein. Ein Stück Fleisch, ein Stück Papier, es mag ganz rein oder mit Fleischsaft durchtränkt sein, werden gleich sicher gefaßt und zum Munde geführt. Steine dagegen werden wohl gefaßt, aber bald wieder fallen gelassen."

Abwehrreflexe der Beine sind noch gut erhalten; sie unterscheiden sich von den am normalen Tiere vorkommenden durch die Langsamkeit ihres Verlaufes sowie durch erhebliche Schwächung der Muskelkraft. Erfaßt man z. B. ein Bein, so wird es zurückgezogen. Läßt man es nicht los, so stemmen sich die benachbarten Beine gegen die Hand, und schließlich bei zunehmendem Reiz kommen alle Beine und auch die Scheren zur Abwehr heran.

„Der Schwanz ist dagegen sehr träge. Der Schwanzfächer wird bald ausgebreitet, bald zusammengeklappt, meist verharrt er aber lange in letzterer Stellung. Rhythmische Schwanzschläge auf Reizung des Hintertieres kommen nicht zustande. Auch Einzelschläge sind ziemlich schwer auszulösen."

5) Nach Durchschneidung einer rechten Längskommissur zwischen Mundganglien und Scherenganglion

tritt beim Gehen Rechtsdrehung ein, da die linken Beine sich vorwiegend bewegen, während die rechten schwach und auch nicht bei jedem Schritt mitbewegt werden. Nach Reizung einer rechten Antenne erfolgt Rückwärtsgang, wobei wieder die linken Beine hauptsächlich tätig sind. Bei Reizung einer linken Antenne wird der Rückwärtsgang stärker, besonders links, ja, es können Schwanzschläge erfolgen, die von rechts nicht auslösbar sind. (Der Schwanzfächer wird selten auf beiden Seiten symmetrisch gehalten.)

Reizt man die Kopforgane links, so findet lokale Abwehr mit den linken Scheren und Beinen statt. Die rechten Bauchgliedmaßen geraten nur in Unruhe. Bei Reizung rechts findet ebenfalls lokale Abwehr mit den linken Gliedmaßen statt, doch liegt die Reizschwelle bedeutend höher als links.

6) Nach Durchschneidung beider Längskommissuren zwischen dem ersten und zweiten Beinganglion ist keine Veränderung in den Reflexen der Kopforgane zu bemerken. Der Gang ist sehr unbeholfen, da er nur mittels der Scheren und des ersten Beinpaares erfolgt. Auch die Reflexe der Beine des Hintertieres sind erhalten; nur die Leitung von Nervenerregungen vom Vordertier zum Hintertier oder umgekehrt ist völlig aufgehoben.

Ein ähnliches Bild zeigt sich, wenn die beiden Längskommissuren zwischen dem zweiten und dritten Beinganglion durchschnitten sind. Nur der Gang ist weniger ungeschickt, da hier daran auch die zweiten Beine teilnehmen.

„Es scheint also die Durchschneidung beider Längskommissuren zwischen zwei Beinganglien den Bewegungsmechanismus und überhaupt die Funktionen des Vordertiers nicht zu verändern oder wenigstens nur insoweit, als sie von Reizungen abhängig sind, die von den dahinter liegenden Körperpartien normalerweise zugeleitet werden, d. h. es fehlen die Reflexe des Vorderabschnittes, welche beim gesunden Tier auftreten, wenn man das Tier hinten reizt. Beim Hintertier dagegen fällt der Gang, der Umdrehreflex und wahrscheinlich auch der Fütterreflex ganz fort, während andere komplizierte Bewegungen noch möglich sind (Reinigungen, Abwehr), vor allen Dingen aber in keinem Glied die geringste Lähmungserscheinung auftritt, auch nicht bei den Beinen, welche von dem der Durchschneidungsstelle zunächst liegenden Ganglion innerviert werden.“

7) Nach Durchschneidung einer Längskommissur zwischen dem zweiten und dritten Beinganglion (rechts) tritt keine Aenderung im Verhalten der ganzen linken Tierhälfte und der rechten bis zur Operationsstelle auf. Das Tier geht ziemlich gut mit allen linken Beinen und den beiden ersten rechten. Dabei ist die Reihenfolge der Bewegungen ganz normal, nur daß die Schritte des dritten und vierten Beines rechts dabei fehlen. Das dritte rechte Bein wird meist schräg nach vorn gehalten, das vierte nach hinten.

Der Umdrehreflex, sowohl mit Hilfe der Beine als auch durch starke Schwanzschläge, erfolgt in normaler Weise.

Die Pedes spurii schlagen gut, aber nicht normal, indem die der rechten Seite immer etwas zu spät schlagen oder längere Zeit stillstehen.

Das Abdomen ist deutlich nach links gekrümmt, der Schwanzfächer wird meist unsymmetrisch gehalten.

Abwehrreflexe haben einen verschiedenen Verlauf, je nachdem sie

durch Reizungen der linken oder der rechten vor der Operationsstelle liegenden Beine oder aber durch Reizungen der rechten hinter der Operationsstelle liegenden Beine ausgelöst werden. Kneift man z. B. das dritte rechte Bein, so kommt zunächst das vierte rechte Bein recht gut heran und stemmt mit allerdings sehr geringer Kraft gegen die Hand. Darauf langt das dritte linke und schließlich das vierte linke Bein zur insultierten Stelle hinüber, eine Reaktion des Vordertieres wird nie bemerkt; sie tritt jedoch auf, wenn das dritte linke Bein gehalten wird. Ein entsprechendes Verhalten wird beobachtet, wenn die verschiedenen Seiten des Abdomens gereizt werden.

8) Nach Durchschneidung der Querkommissur zwischen den beiden Ganglienhälften des dritten Beinganglions treten nur wenige und nicht erhebliche Störungen auf. Namentlich ist beim Abwehrreflex des dritten Beines folgendes zu beobachten. Hält man dieses Bein fest, so stemmen sich die benachbarten dagegen an wie normal und schließlich (besonders wenn man das Tier auf den Rücken legt) kommen alle Beine zur Abwehr heran, nur das gekreuzte dritte Bein verhält sich vollkommen passiv.

Dementsprechend verhalten sich auch die Tiere, denen die Querkommissuren der übrigen Beinganglien durchschnitten werden. „Es beteiligen sich also bei der Abwehr, ganz egal, ob man eine Extremität vor der Operationsstelle oder neben derselben reizt, immer nur die Gliedmaßen derselben Seite und diejenigen gekreuzten, welche mit der Reizseite durch quere Kommissuren verbunden sind.“

Versuche an den Abdominalganglien.

9) Nach Durchschneidung beider Längskommissuren zwischen dem ersten und zweiten Abdominalganglion ist die Leitung der Nervenerregungen zwischen dem Vordertier und Abdomen aufgehoben. Auf Reizung des Abdomens hinter der Operationsstelle krümmt es sich langsam ein. Seine einzelnen Segmente hängen schlaff aneinander. Der Schwanzfächer wird jedoch symmetrisch gehalten. Die Pedes spurii schlagen fast immer, aber nur schwach an Kraft im Vergleich zum normalen Tiere. Das Tempo zeigt auch verschiedene Störungen.

10) Nach Durchschneidung der rechten Längskommissur zwischen dem ersten und zweiten Abdominalsegment wird der Schwanzfächer meist unsymmetrisch ausgebreitet. Die Pedes spurii schlagen fast nie synchron. Die rechten bleiben beim Schlag immer zurück. Oft schlagen nur die linken. Drückt man den Schwanz rechts, so erfolgt immer nur eine schwache Krümmung in den letzten Segmenten. Niemals wird von einem Bein nach der gereizten Stelle gegriffen. Reizt man dagegen links, so erfolgen heftige Schwanzschläge und ein Hingreifen mit den Beinen und Scheren beider Seiten nach der gereizten Stelle.

Aus den vorangehenden Versuchergebnissen, sowie aus weiteren, allerdings nicht ganz befriedigenden, die völlige Isolierung der Beinganglien bezweckenden Versuchen glaubt Bethe schließen zu dürfen, daß „bei Isolierung des ganzen zweiten Beinganglions beide zweiten Beine sich in allen Gliedern bewegen können, auf Reiz angezogen werden, beim Festhalten des einen das andere zur Abwehr herüber kommt, und daß bei Isolierung einer Ganglienhälfte der Reflex der Beinanziehung auf Reiz hin und das spätere Wieder-Ausstrecken des

Beins erhalten bleibt, kurz, daß in jeder Hälfte eines Ganglions die einfachsten Bewegungsformen, die Möglichkeit der Umsetzung von Reiz in Bewegung, die Auslösung der Reflexe der Flexion und Extension lokalisiert sind."

Bethe stellte ferner einige Versuche an *Squilla mantis* (Stomatopode) an, bei der er die Folgen der Durchschneidung der beiden Schlundkommissuren, oder einer (rechten) Schlundkommissur, oder der beiden Längskommissuren zwischen den Mundganglien und dem Gangbeinganglion feststellte. Im wesentlichen kam er dabei zu denselben Ergebnissen wie beim *Astacus*, mit Ausnahme des Ganges, indem hier der nervöse Mechanismus, welcher zum Zustandekommen der Gangreflexe besteht, hauptsächlich in den drei Ganglien der Gangbeine selber lokalisiert ist und nicht wie bei *Astacus* in den vordersten Thorakalganglien. Ferner fand er, daß der Gang vom Gehirn wenig beeinflußt wird. Nach Durchschneidung einer Schlundkommissur muß nicht notwendigerweise Kreisgang nach der gesunden Seite entstehen; kommt Kreisgang zustande, so sind dabei fast ausschließlich die Beine der operierten Seite tätig.

Nach Besprechung der von Bethe am Nervensystem der Insekten erzielten Resultate werden wir die von ihm gegebene Zusammenfassung seiner Anschauungen über die Funktionen der verschiedenen Teile des Nervensystems sämtlicher Arthropoden berücksichtigen (vgl. unten p. 326).

Von den neueren diesbezüglichen Untersuchungen sei zunächst hier folgende Angabe Minkiewiczs erwähnt, die zu der von ihm unternommenen Analyse der Maskierung (vgl. oben p. 271 f.) gehört.

Durchtrennung beider Konnektive, die die Cerebralmasse mit den verschmolzenen Ventralganglien verbinden, hebt bei *Maja* nicht die Fähigkeit auf, jene komplizierten Bewegungen der Beine und der Scheren auszuführen, die bei der aktiven Maskierung beobachtet werden. Die Zentren dieser Reflexe liegen also in den Bauchganglien. Es wären mechanische Reize der Rückenhaken, welche sowohl Bewegungen behufs Reinigung derselben wie Bewegungen zum Anheften der Pflanzenstücke reflektorisch auslösen (R. Minkiewicz, 60).

Auch eine neuere Beobachtung Lapicques (50) bezüglich der Koordination der verschiedenen Gehbewegungen der decapoden Crustaceen (*Astacus*, *Homarus*, *Carcinus*) gehört hierher.

Er fand, daß nach Durchschneidung des einen Schlundkonnektives in den Beinen der entsprechenden Seite die Fähigkeit verloren geht, bei den Macruren rückwärts, bezw. bei den Brachiuren seitwärts zu gehen (vgl. oben p. 257), während die Beine der unverletzten Seite diese normale Fähigkeit dadurch nicht einbüßen. Wird nun ein derartig operiertes Tier vorn gereizt, so vollzieht es, indem es rückwärts bezw. seitwärts zu fliehen sucht, eine eigentümliche Kreisbewegung. Daraus folgert Lapicque, daß das Zentrum für die Koordination der gewöhnlichen untergeordneten vorwärts gerichteten Lokomotion in den Mundganglien unter der Herrschaft der Oberschlundganglien steht. Das einzige Zentrum der Koordination für den Rückwärts- (Krebse) bezw. Seitwärtsgang (Krabbe) liegt dagegen in der Oberschlundganglienmasse.

Zu diesem Abschnitt gehört schließlich eine letzte Untersuchungsreihe von H. Jordan (49).

In seinen Abtragungsversuchen an den Zentren (namentlich

Gehirn) von Flußkrebs und *Cancer pagurus* bestätigte H. JORDAN zunächst die Resultate älterer Autoren, hauptsächlich BETHES. Denn auch er fand, daß Gehirnexstirpation keine Lähmung bedingt; die Tiere können gehen; daß sie das oftmals nicht oder schlecht tun, liegt an sekundären Erscheinungen, vornehmlich daran, daß die Extremitäten in den Gelenken stark gebeugt sind, worauf JORDAN ein besonderes Gewicht legt (s. u.). Einseitige Durchtrennung des Schlundkonnektives bedingt bei Kurzschwänzen stets (zwangsmäßig), bei Langschwänzen fast stets (d. h. nicht zwangsmäßig) Kreisbewegungen nach der normalen Seite.

Wichtigere und neue Tatsachen fand JORDAN in seinen Reizungsversuchen an *Cancer pagurus*, deren Ergebnisse sowie die daran angeschlossenen theoretischen Betrachtungen wir hier mit den eigenen zusammenfassenden Worten des Autors wiedergeben.

„Wir fanden vorab, daß die vom Cerebralganglion ausgeübte Hemmung (Beweglichkeit der Beine nach Enthirnung) nicht in der Art zu erklären sei, wie bei Schnecken, Ascidien usw. Das Krebshirn hemmt nicht durch seine bloße Gegenwart; ob mit, ob ohne seine Anwesenheit, die Extremitäten weisen stets die gleiche Reizschwelle auf. Das Krebshirn hemmt hingegen durch einen Impuls, den man durch künstliche Reizung des Zentrums selbst oder der von ihm ausgehenden Konnektive nachahmen kann. Also vorab, die Einrichtung des Zentralnervensystems der Crustaceen weist keine jener Eigentümlichkeiten auf, die für „reflexarme“ Tiere so charakteristisch sind (vgl. d. Handb. p. 139 f.). Neben der Hemmung müssen auch die Kreisbewegungen hier ganz anders erklärt werden als bei den Schnecken (*Aplysia*). Die Hemmung beruht auf folgender Einrichtung: Reizung der Extremitätennerven oder des Bauchmarkes bedingt bei Anwendung starker Ströme Beugung, bei schwachen Strömen Streckung (RICHET, BIEDERMANN usw.). Reizung des Gehirns oder der Schlundkonnektive hat den umgekehrten Erfolg: Beugung bei sehr schwachen, Streckung bei stärkeren bis stärksten Reizen. Beide Reizerfolge stimmen darin überein, daß Hand in Hand mit Erregung eines Muskels Hemmung seines Antagonisten geht. Wir konnten ferner beweisen, daß diese beiden Einrichtungeu miteinander hemmend interferieren können: Der Erfolg einer peripheren Reizung (Beugung) konnte durch gleichzeitige Hirnreizung aufgehoben werden, während nach Unterbrechung der zentralen, nicht aber der peripheren Reizung sofort wieder Beugung eintrat.“

Zur Erklärung der Kreisbewegungen nach einseitiger Enthirnung zieht JORDAN die Beobachtung in Betracht, daß der die Kreisbewegungen bewirkende Vorwärtsgang die Beine der hirnlosen Seite durch abnorm starke Beugung in den Gelenken nach vorn-innen, beim Ausholen zu jedem Schritte zustande kommt. Hierdurch eben werden die den Kreisgang verursachenden falschen äußeren Angriffspunkte der Beinhebel gewonnen (zu weit vorn-innen). Diese Beugung aber wäre durch Wegfall der Hirnwirkung zu erklären; denn Hirnreizung bewirkt gerade umgekehrte Beinstellung: nach hinten-außen. Um nun tatsächlich zu beweisen, daß der Wegfall dieser Hirnwirkung die genannten Ausfallserscheinungen wirklich verursache, suchte JORDAN das einseitig entfernte Gehirn durch elektrische Reizung des Konnektivs auf dieser Seite zu ersetzen. Das Tier, welches ohne elektrische Reizung Kreisbewegungen nach der normalen, linken Seite

macht, wurde so gereizt, daß dadurch die Bewegungsfreiheit des Tieres nicht beeinträchtigt wurde.

Durch abgestufte Reizung erzielte Jordan zunächst Beseitigung der abnormen Beinstellung; denn diese beruht ja auf abnormer Beugung, und Konnektivreizung bewirkt Streckung.

Zweitens erhielt er vollkommen koordinierten Gang:

a) Nach Reizung mit ganz schwachen Strömen griffen die Beine der enthirnten Seite weniger weit nach vorn-innen als bei operierten, nicht gereizten Tieren; es entstanden Kreise, die einen längeren Radius hatten.

b) Nach Reizung mit stärkeren Strömen griffen die Beine der enthirnten Seite wie in der Norm nach außen; es ergab sich normaler Gang rechts seitwärts in ganz gerader Linie.

c) Nach Reizung mit noch stärkeren Strömen griffen die Beine der enthirnten Seite weiter als in der Norm nach hinten-außen; es entstanden Kreisbewegungen nach rechts, also gerade umgekehrt als beim operierten, nicht gereizten Tiere.

Führte Jordan den nämlichen Versuch bei total enthirnten Tieren aus, die infolge der Operation mit gekrümmten Beinen dasaßen und, am Tage des Eingriffes, nicht spontan gingen, so nehmen sogleich die Beine normale Gehstellung an, und es wurden einige gute Schritte ausgeführt, im fast geraden Seitengang.

Dadurch glaubt Jordan, daß es ihm zum ersten Male gelungen sei, „die Hauptfunktion des Hirnes niederer Tiere, der Lokomotion die Richtung aufzuzwingen und die Bewegung wohl auch gelegentlich anzuregen, durch abgestufte elektrische Reizung vollkommen nachzumachen.“

f) Chemische Lebensbedingungen.

Ueber den Einfluß des Sauerstoffes auf die Funktionen des Nervensystems von Krebsen (*Astacus fluviatilis*) stellte A. Bethe (8) einige Untersuchungen an. Durch Sauerstoffüberschuß soll Aufhören der Reflexerregbarkeit bewirkt werden, während bei Sauerstoffmangel Erregbarkeitssteigerung eintritt. Wie beim Blutegel und im Gegensatz zum Frosche und den Säugetieren herrscht beim Krebs im ganzen Körper und auch im Zentralnervensystem unter gewöhnlichen Verhältnissen Sauerstoffunterbilanz. Wenn man einen mit Methylenblau (nach Ehrlichs Verfahren) injizierten Krebs eröffnet, so findet man alle Organe, vor allem auch das ganze Nervensystem farblos. Erst längere Zeit nach der Freilegung des Nervensystems fängt die Bläuung an, um schnell wieder zu verschwinden, wenn die Luft abgeschlossen wird. (Beim Frosch und den Säugetieren gehört bekanntlich dagegen das Zentralnervensystem bei normaler Blutversorgung zu den Organen, die nicht oder nur wenig reduzieren).

Werden nun bei einem normalen oder mit Methylenblau injizierten Krebs das Bauchmark und Gehirn freigelegt, so bleibt die Reflexerregbarkeit und spontane Beweglichkeit noch längere Zeit erhalten, um später langsam und ohne jedes Zeichen von Erregung zu verschwinden, indem zuerst Hirnsymptome eintreten, d. h. die Tiere verhalten sich in ihren Bewegungen wie solche, denen das Gehirn exstirpiert ist. Gangbewegungen dauern noch fort und erlöschen mit

den Reflexen nach 10—30 Minuten. BETHE fiel nur auf, daß bei den mit Methylenblau injizierten Tieren das Erlöschen der Reflexerregbarkeit mit dem Beginn der Bläuung des Bauchmarks einhergeht oder ihm kurz vorangeht. Diese Beobachtung führte ihn zu der Vermutung, daß das Erlöschen der Erregbarkeit nach Freilegung auf Sauerstoffanreicherung beruht. Diese Vermutung wurde nun durch folgendes Versuchsergebnis gestützt.

Das Bauchmark wird freigelegt und abgewartet, bis die Reflexerregbarkeit ganz erloschen ist. Darauf wird das Tier in einer mit Wasserstoffgas gefüllten Glasglocke aufgehängt. Nach einigen Minuten fangen die Beine an sich spontan zu bewegen, und es treten wieder verschiedene Reflexe (der Scheren, der Maxillarfüße) auf, die vorher vollkommen fehlten. Bald darauf tritt wieder vollkommene Lähmung ein. Nachdem das Tier wieder an die Luft gebracht ist, tritt noch einmal ein kurzes Stadium spontaner und reflektorischer Bewegungen ein.

Die Deutung des Versuches würde also kaum eine andere sein können, als daß das Aufhören der Erregbarkeit nach Bloßlegung des Zentralnervensystems auf einer zu großen schädlichen Sauerstoffsättigung beruht. Wird diese durch Diffusion gegen Wasserstoff aufgehoben, so kehrt die Erregbarkeit wieder, um später aus Sauerstoffmangel aufs neue zu erlöschen. In Luft zurückgebracht, wird die zur Reflextätigkeit geeignete Sauerstoffspannung noch einmal vorübergehend erreicht.

Daß jedoch dabei auch andersartige schädigende Bedingungen ihren Einfluß ausüben können, wird von BETHE selbst zugegeben, zumal er einmal sah, daß bei einem in reiner Sauerstoffatmosphäre gehaltenen Krebse die Reflexerregbarkeit nicht früher erlosch, als es in der Regel an der Luft geschieht.

In ausgekochtem Wasser zeigen Krebse bei mittlerer Temperatur eine wahrnehmbare, aber nicht sehr erhebliche Steigerung der Erregbarkeit. Bei erwärmten Krabben (*Carcinus*) ist dieselbe jedoch außerordentlich deutlich und kann sich bis zu richtigen Krämpfen steigern. Durch schnelle Abkühlung können die Tiere auch nach Ausbruch derselben noch gerettet werden.

B. Nervensystem der vegetativen (visceralen) Funktionen (mit Ausschluss der Kreislaufsorgane).

Im folgenden seien die Versuchsergebnisse zusammengefaßt, die sich auf die Innervation der Eingeweide beziehen. (Die Innervation der Kreislaufsorgane wird im Kapitel „Bewegung der Körpersäfte" im Bd. I dieses Handbuches abgehandelt.)

BOTTAZZIS Untersuchungen (13) an *Maja Squinado* und *Palinurus vulgaris* beziehen sich sowohl auf die Innervation der Speiseröhre und des Magens, wie auf diejenigen des gesamten Darmes.

Bei *Maja* wird der vordere Abschnitt des Verdauungsapparates hauptsächlich vom Oberschlundganglion innerviert. Bei Reizung der Bauchganglienmasse (sogenanntes G. thoracicum) erhält man zwar gelegentlich auch Bewegungen der Speiseröhre und des Magens; dabei soll es sich aber um einen akzessorischen Einfluß, vielleicht reflektorischer Natur, handeln, wenn nicht um Stromschleifen vorliegen.

Andererseits hebt Durchschneidung der Schlundkonnektive in der Nähe des Bauchganglions nicht die durch Reizung des Oberschlundganglions erzeugten Kontraktionen auf. Die motorischen Fasern gehen durch die vorderen Partien der beiden Schlundkonnektive, vermischen sich mit den Fasern, die aus den Ganglien der Kommissuren entspringen, und gelangen zur Speiseröhre durch die Nn. oesophagei, zum Magen durch den N. dorsalis ventriculi. Ob bei *Maja* für die Speiseröhre bestimmte Fasern vorkommen, die nicht den Weg der Längskommissuren einschlagen, sondern von den Ganglien aus sich in einem selbständigen mittleren Nervenstrang zum Organ begeben, konnte nicht entschieden werden. Die eigentliche Mundöffnung und der vordere Abschnitt des Verdauungsrohres erhalten also vom Oberschlundganglion ihre Nerven, während der Kieferapparat dagegen, wie erwähnt, von der Bauchganglienmasse innerviert wird.

Zur bequemen direkten Beobachtung der von den Wänden des Oesophagus bezw. Magens vollführten Bewegungen wird der Magen selbst auf der Rückenseite geöffnet, indem dabei das Tier seine normale Bauchlage beibehält und die Ränder der Magenwunde auseinandergehalten werden.

Bei faradischer Reizung des Oberschlundganglions erhält man verschiedenartige Bewegungen. Eine gewisse Zeit fortgesetzte Reizung bewirkt z. B. mitunter eine Reihe regelmäßig rhythmischer Bewegungen, die in wechselnder Oeffnung und Schließung der Speiseröhre bestehen, und welche nach Aufhören der Reizung zuweilen noch eine Zeitlang andauern. Diese Reaktion tritt jedoch nur dann auf, wenn das Organ kräftig und frisch ist. Sonst erhält man einfach andauernde Oeffnung bezw. Schließung. Oeffnung und Schließung der Oesophaguswände werden leicht dadurch kenntlich, daß sich die innere Haut der Speiseröhre beim Verschluß faltig zusammenzieht, bei der Oeffnung dagegen mehr oder weniger entfaltet. Peristaltische Bewegungen werden kaum beobachtet. Schließ- und Oeffnungsnerven konnten nicht gesondert werden.

Beim *Palinurus* gelang es dagegen, zwei Nervenkategorien von antagonistischer Wirkung festzustellen. Erstens gibt es nämlich Nervenfasern, die durch die periösophagealen Längskonnektive und dann durch gewisse von ihnen zur Speiseröhre sich hinziehende Aeste verlaufen. Ihre Reizung bewirkt kreisförmige Zuschließung des Oesophagus. Zweitens existieren Nervenfasern, welche durch den N. ventriculi impar (einen kleinen medianen, von den beiden Längskonnektiven unabhängigen Nerven) gehen, deren Reizung Erweiterung des Oesophagus und der Cardiaöffnung des Magens veranlaßt. Das Zentrum dieser zwei Arten antagonistischer Nerven befindet sich im Oberschlundganglion. Denn auch beim *Palinurus* (ebenso wie bei *Maja*) bewirkt bei lebensfrischen Tieren eine kurze elektrische Reizung des genannten Ganglions eine Reihe rhythmisch aufeinander folgender Schließungs- und Oeffnungsbewegungen.

Auch beim *Palinurus* hat übrigens Reizung des großen G. thoracicum zuweilen Bewegungen des Oesophagus zur Folge, die aber ebenfalls sehr wahrscheinlich reflektorisch sind. Denn sie bleiben aus nach Durchschneidung beider longitudinalen Schlundkonnektive in der Nähe des Oberschlundganglions.

Die Innervation des Darmes erfolgt im Gegensatz zur Innervation der vorderen Teile des Verdauungsrohres durch die Bauch-

ganglien, nämlich bei *Maja* durch die einheitliche Bauchganglienmasse, bei *Palinurus* durch das Endganglion der Bauchkette. Wird bei *Maja* der sogenannte abdominale Nervenstrang (der vom hinteren Rand des G. thoracicum abzweigt) elektrisch gereizt, so erfolgen lebhafte Bewegungen des Darmes und der Afteröffnung. Beim *Palinurus* werden derartige Bewegungen durch Reizung eines kleinen Nerven erhalten, der sich vom G. caudale s. VI abdominale zum Enddarme begibt.

Die dadurch erzielten Bewegungen sind jedoch in den verschiedenen Abschnitten des Darmes verschieden. Der Mitteldarm (der von den Leberdivertikeln bis zu einer Entfernung von etwa 2 cm von der Afteröffnung geht) reagiert nämlich sowohl auf direkte wie indirekte elektrische Reize durch träge peristaltische Bewegungen, die zudem sehr bald und leicht ausbleiben. Der übrige „rectale“ Abschnitt des Darmes reagiert ganz anders. Sowohl bei *Maja* wie bei *Palinurus* löst oft schon ein kurzer mechanischer oder elektrischer Reiz des G. terminale einen relativ lebhaften Rhythmus in diesem Darmabschnitt aus. Es entsteht nämlich eine Reihe regelmäßig abwechselnder „Pulsationen“ des Rectums, die viel häufiger sind als die oben erwähnten rhythmischen Bewegungen des Oesophagus, viel länger andauern, als die schwachen peristaltischen Bewegungen des übrigen höheren Darmes, und von rhythmischen Oeffnungen des Anus gefolgt werden.

Die Fähigkeit, diese rhythmischen Bewegungen auszuführen, scheint indessen von dem Vorhandensein der Bauchganglien unabhängig zu sein. Denn sie treten auch dann auf, wenn der Darm vom übrigen Körper völlig isoliert wird. Aehnliche rhythmische Bewegungen hatten übrigens schon Hardy und Dougall (45) im Darm von *Daphnia* beschrieben. Auch sie konnten solche Bewegungen am isolierten überlebenden Darme erhalten. An *Cambarus* und *Homarus* bestätigt schließlich und erweitert F. R. Miller (59) diese Ergebnisse, indem er u. a. zu dem Schluß gelangt, daß die zwischen Darmperistaltik und Afteröffnung bestehende Koordination, sowie der Analrhythmus durch einen lokalen, d. h. in der Peripherie gelegenen Mechanismus (vielleicht nervöser Natur) bewirkt wird. Dieser periphere Mechanismus kann durch Erregungen in Tätigkeit gesetzt werden, die von den Nervenzweigen des N. intestinalis posterior, jedoch nicht durch jene, welche von den Analnerven vermittelt werden. Denn Reizung der letzteren verursacht nur einzelne Analbewegungen.

II. Tracheaten.

A. Myriopoden.

Die Myriopoden besitzen ein typisches Strickleiternervensystem, dessen Anordnung eine rein segmentale ist, wie bei den Anelliden, von denen sie sich jedoch durch ihre wohlentwickelten Beine und die höheren Sinnesorgane wesentlich unterscheiden.

Physiologische Untersuchungen am Nervensystem der Myriopoden wurden von Child (21) und Carlson (17) ausgeführt. Sie suchten hauptsächlich die Bedeutung und die Funktionen der segmentalen

Ganglien der Bauchkette festzustellen. So fand Child an *Lithobius*, daß die zur Auslösung koordinierter Gehbewegungen notwendigen Faktoren in jedem Metamer enthalten sind. Denn jedes Stück von *Lithobius*, das wenigstens drei Metamere umfaßt, vermag auf Reize mit regelmäßigen Gehbewegungen zu reagieren. Auch Steiner fand an *Lithobius*, *Geophilus* und *Julus*, daß Entfernung des Kopfsegmentes die Lokomotion nicht aufhebt. Einseitige Durchtrennung der Schlundkommissur (durch Einführen einer Schere in die Mundöffnung und einen von hier aus nach oben und hinten gelegten Schnitt) sollte nach Steiner bei *Julus terrestris* Kreisbewegungen um die unverletzte Seite herum herbeiführen.

Bei den Chilopoden (Hundertfüßlern: *Scolopendra, Scolopocryptos, Himantarium*, *Stylolaemus*) wies Carlson nach, daß die Gehbewegungen, der Lagereflex, sowie die Berührungsreflexe von den Schlundganglien unabhängig sind, da die enthaupteten Individuen dieselben Reaktionen aufweisen, wie die normalen. Sie unterscheiden sich von den letzteren nur dadurch, daß sie nicht mehr das Licht vermeiden, kein Futter zu sich nehmen und sich nicht mehr in der Erde verstecken. Sonst zeigen sie weder auffallende Ruhelosigkeit, noch abnorme Ruhe. Die Beugung des vorderen Körperteils, welche Beißen des den hinteren Teil des Körpers berührenden Gegenstandes ermöglicht, ist ein vom „Gehirn“ unabhängiger Reflex. Die Erhaltung der normalen Bauchlage wird ebenfalls durch die Segmentalganglien reflektorisch vermittelt. Die wirksamen Reize, welche den Umdrehreflex des auf den Rücken gelegten Tieres auslösen, werden wahrscheinlich nicht so sehr von den Druckreizen des Rückens, wie von dem Ausfall der normalen Druckreize dargestellt, die von der Berührung der Beine mit dem Boden herrühren. Die verhältnismäßig weitgehende segmentale Unabhängigkeit dieses Lagereflexes, sowie der koordinierten Lokomotionsbewegungen ergibt sich deutlich aus der Beobachtung, daß alle diese Leistungen von jedem Körperstücke gezeigt werden, das wenigstens drei unversehrte Metamere umfaßt.

Die verschiedenen Arten weisen übrigens auch untereinander einige Unterschiede auf. Die kurzen und kräftigen Hundertfüßler (*Scolopendra*, *Scolopocryptos*) zeigen nämlich eine größere Differenzierung zwischen den vorderen und hinteren Körpermetameren und infolgedessen einen geringeren Grad von segmentaler Autonomie als die langen und schlanken Hundertfüßler (*Himantarium*, *Stylolaemus*), die in ihrer Lokomotion vielfach an die Lokomotion der Anelliden erinnern. So läuft *Himantarium* mit gleicher Leichtigkeit und Schnelligkeit sowohl vorwärts wie rückwärts. Wird ein ruhig dasitzendes Individuum dieser Art vorn berührt, so läuft es rückwärts; wird es dagegen hinten berührt, so rennt es vorwärts. *Scolopendra* und *Scolopocryptos* laufen nicht längere Zeit rückwärts, und niemals tun sie dies, wenn sie sich einem schädlichen Reize zu entziehen suchen. Ihre Rückwärtslokomotion erfolgt ferner weit langsamer als ihr Vorwärtsgehen. Wird ein *Himantarium* enthauptet, so läuft sein Körper unmittelbar darauf für 10—15 Minuten ununterbrochen rückwärts, ehe er beginnt, nach einer anderen Richtung zu gehen. Die eben enthauptete *Scolopendra* beginnt dagegen sofort vorwärts zu laufen, gleichgültig, ob man ihr auf ihrem Wege Hindernisse entgegenstellt. Auch später ist es sehr schwierig, das enthauptete Tier zu veranlassen, rückwärts zu gehen.

Daraus ergibt sich also, daß *Himantarium* und verwandte Arten einen geringeren Grad von Differenzierung zwischen den vorderen und hinteren Körperabschnitten aufweisen, was auch durch die folgende Beobachtung bestätigt wird. Wird ein ruhig dasitzendes *Himantarium*, das gewöhnlich zu einem Knäuel zusammengeballt liegt, durch Beleuchtung oder Berührung sanft gereizt, so beginnen oft beide Enden des Tieres zugleich, sich nach entgegengesetzten Richtungen zu bewegen, indem nämlich das Kopfende vorwärts, das Hinterende rückwärts zieht. Ein solches Verhalten kam bei *Scolopendra* oder bei *Scolopocryptos* niemals zur Beobachtung. Auch in der Zeit des Ueberlebens nach der Enthauptung unterscheiden sich die genannten Myriopoden voneinander, indem *Scolopendra* und *Scolopocryptos* 3—4 Tage überleben und ihre normale Erregbarkeit 24—48 Stunden beibehalten, *Himantarium* dagegen 7—8 Tage überlebt und weit mehr „spontane" Tätigkeitserscheinungen zeigt als die enthauptete *Scolopendra*. *Stylolaemus* überlebt und reagiert nach der Enthauptung noch länger, von 12 bis zu 14 Tagen.

Der Diplopode *Julus* (Tausendfüßler) verhält sich nach Carlson wieder anders als die untersuchten Chilopoden. Wird dieses Tier in der Mitte seines Körpers quer durchschnitten, so wird in der hinteren Körperhälfte die Bewegungskoordination zerstört. Der vordere Abschnitt fährt noch für kurze Zeit fort, sich zu bewegen; innerhalb 10—20 Minuten verschwindet die Koordination, und der Tod tritt ein. Dasselbe erfolgt, wenn das Tier enthauptet wird.

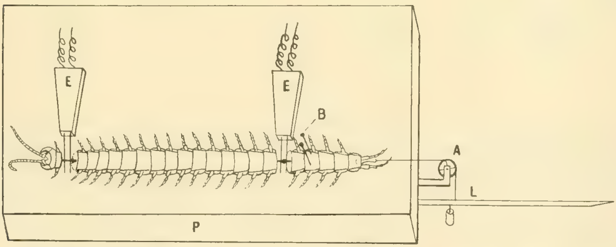


Fig. 40. Zeigt das Versuchsverfahren zur Messung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in der Bauchkette eines Hundertfüßlers (nach A. J. Carlson). *A* Uebertragungsrolle, *B* Nadeln, welche den reagierenden Körperteil auf der Unterlage (*P*) befestigen, *E* Elektroden, *L* Schreibhebel.

Carlson (17) untersuchte ferner die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregung in dem Bauchstrang verschiedener Myriopoden (*Scolopendra morsitans*, *Scolopocryptos sexspinosus*, *Himantarium taeniopse*, *Julus*). Die Methode, die dabei zur Anwendung kam, veranschaulicht nebenstehende Fig. 40. Bei den ersten zwei genannten Chilopoden genügte Reizung des Bauchstranges durch einzelne Induktionsschläge, um Kontraktion der Muskeln der Körpersegmente herbeizuführen; bei *Himantarium* und *Julus* mußten dagegen kurze Reihen von Induktionsschlägen angewendet werden. An *Julus* bewirkten einzelne Induktionsschläge nur Bewegungen der Beine und nicht der Körpersegmente.

Hier nun die gefundenen Werte:

Scolopendra und *Scolopocryptos*, in der Richtung von vorn nach hinten = 2,50 m pro Sekunde,

Scolopendra, in der Richtung von hinten nach vorn = 1,40 m pro Sekunde,

Himantarium, von vorn nach hinten = 0,285 m pro Sekunde,

Julus spec., von vorn nach hinten = 0,20 m pro Sekunde.

Die großen Unterschiede in der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Bauchstrang bei den verschiedenen Myriopoden hängen mit den übrigen oben erwähnten Eigenschaften des Nervensystems dieser Tiere zusammen. *Himantarium* bewegt sich langsamer und zeigt sonst eine weit größere Autonomie der einzelnen Segmentalganglien, als *Scolopendra* und *Scolopocryptos.* Die Tatsache aber, daß auch bei den letzteren Tieren die Fortpflanzungsgeschwindigkeit eine verhältnismäßig geringere ist, macht es wahrscheinlich, daß auch bei diesen Arten die erregungsleitende Bahn im Bauchstrang nicht von einem System ununterbrochener Nervenfasern, sondern von einer Reihe „Synapsen" (oder eingeschalteter Neurone) gebildet wird. Die Kompliziertheit einer derartigen zusammengesetzten Bahn ist jedenfalls an *Himantarium* größer.

Bei *Julus* ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Bauchmark am geringsten. Andererseits erfolgen die Reaktionen und die Bewegungen des normalen *Julus* weit langsamer als diejenigen der *Scolopendra* und *Scolopocryptos.* Auch hier scheint also (vgl. oben p. 234) die Erregungsleitung in den Nerven in direkter Beziehung zur Geschwindigkeit des Kontraktionsvorganges der entsprechenden Muskeln zu stehen.

B. Insekten.

Ueber diese weitbekannte, artenreiche Klasse der Arthropoden liegen verhältnismäßig recht spärliche Untersuchungen vor, die die Funktionen ihres hochentwickelten Nervensystems durch Anwendung physiologischer Methoden analytisch zu erforschen trachten. Andererseits haben dank dem unermüdlichen Fleiß hervorragender Insektenbiologen (wie z. B. J. H. Fabre [31]) unsere Kenntnisse über die Leistungen ihres Sinneslebens weitgehende Bereicherung erfahren. Hier werden wir uns darauf beschränken müssen, nur diejenigen Leistungen zu betrachten, welche durch analytische Untersuchungen am Nervensystem in ihren Beziehungen zu diesem Organ eingehender erforscht wurden.

Morphologische Vorbemerkungen.

a) Nervensystem.

Das Bauchmark ist namentlich bei primitiven Formen (Apterygoten, Archipteren, Orthopteren) sowie bei fast allen Larven langgestreckt und aus zahlreichen einzelnen Ganglienpaaren zusammengesetzt; bei Käfern, Schmetterlingen, Bienen und Fliegen dagegen verkürzt sich der Strang und verschmelzen die Ganglien teilweise untereinander (Fig. 41).

Das Hirn entsteht ontogenetisch durch Verschmelzung von 3 Ganglienpaaren und besitzt, namentlich bei den Staaten bildenden Formen, einen sehr komplizierten

Bau. Es ist jederseits mit einem großen Ganglion opticum verbunden, dessen Umfang wiederum in Beziehung zur Größe der Augen steht.

Bei den Bienen und Ameisen zeigt das Gehirn Unterschiede in Bau und Gestalt, je nachdem es dem Weibchen oder dem Männchen oder den Arbeiterinnen zugehört (H. E. Ziegler [84]).

Daß übrigens das Zentralnervensystem der Insekten tiefgehende morphologische Veränderungen während der postembryonalen Metamorphose erfährt, haben Weismann und V. Bauer (2) festgestellt. Es gibt (sagt Bauer) kaum ein Organsystem der Insekten, welches eine so durchgreifende Metamorphose seiner Teile erfährt wie das nervöse Zentralorgan. Eine eingehende anatomische, mit deutlichen Abbildungen versehene Darstellung des gesamten Nervensystems von *Dytiscus marginalis* bietet G. Holste (47).

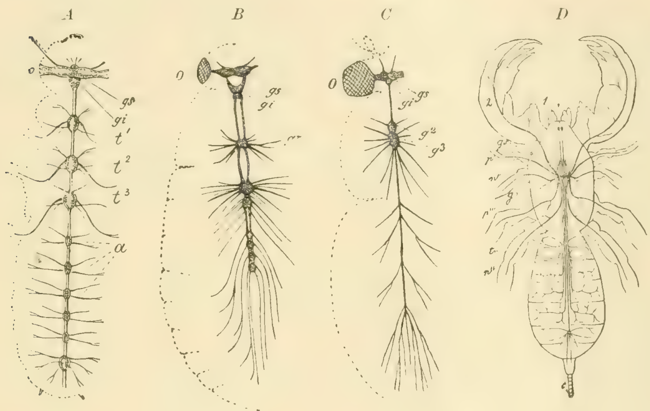


Fig. 41. Verschiedene Grade der Konzentration des Bauchmarks von Arthropoden (aus Gegenbaur). *A* einer Termite (nach Lespès), *B* eines Wasserkäfers (nach Blanchard), *C* einer Fliege (nach Blanchard), *D* einer Scorpionspinne (nach Blanchard), *gs* oberes, *gi* unteres Schlundganglion, *gr*, g^2, g^3 Ganglien des Bauchstranges, t^1—t^3 Brustsegment, *a* Abdomen, *o* Augen, *tr* Tracheenlungen, p^{I}—p^{IV} Beine, *1* Kieferfühler, *2* Kiefertaster.

b) Sinnesorgane.

Die Insekten verfügen über zahlreiche und hochentwickelte Sinnesorgane, von denen die verschiedenen Augen morphologisch am besten bekannt sind. Ueber den Sitz und die morphologischen Merkmale der übrigen experimentell deutlich nachweisbaren Sinnesorgane wissen die Zoologen recht wenig.

So werden die in großer Zahl vorkommenden Haare der Haut als Organe des Tastsinnes gedeutet. Ferner deutet man mit sehr großer Wahrscheinlichkeit gewisse Nervenendigungen an den Fühlern und Palpen als Geruchsorgane und solche in der Mundhöhle (am Epipharynx und den Mundgliedmaßen) als Geschmacksorgane.

Ob die Insekten zum Unterschiede von den bisher besprochenen Tierformen über einen wahren Gehörsinn verfügen, scheint fraglich. Einige Forscher nehmen zwar an, daß die Insekten hören, weil einige Insektenarten (z. B. Grillen) bestimmte Töne und Geräusche erzeugen; als Gehörorgane würden dann die sogenannten tympanalen bezw. chordotonalen Organe fungieren. Ausgezeichnete Forscher (na-

mentlich Forel, 33) haben jedoch gewichtige Einwände gegen die freilich recht spärlichen Versuchsergebnisse erhoben, die zur Stütze der Annahme eines Gehörsinnes bei diesen Tieren herangezogen werden. Die von Insekten auf bestimmte Töne gezeigten Reaktionen würden dann durch den bei ihnen ja hochentwickelten Druck(Tast-)Sinn vermittelt. Die Töne und Geräusche wirkten also nur als Erschütterungen der Luft, ebenso wie bei den im Wasser lebenden Tieren.

a) Leistungen des Nervensystems.

Am unversehrten Nervensystem ausgeführte Untersuchungen. Zur Analyse der die verschiedenen Reflexe auslösenden Bedingungen.

Leider müssen wir die Bemerkung vorausschicken, daß es uns gerade für diese hochwichtigen Tiere, deren komplizierte Lebenserscheinungen die Aufmerksamkeit der Biologen seit jeher gefesselt und in Erstaunen gesetzt haben, an einer möglichst vollständigen analytischen Darstellung ihrer elementaren und zusammengesetzten Reflexe unter normalen Umständen und in ihrer Beziehung zu den sie bedingenden äußeren Faktoren (d. h. den adäquaten Reizen) fehlt, die von Physiologen oder vom Standpunkt unserer Wissenschaft und unter Anwendung ihrer Forschungsmethoden durchgeführt wäre. Man muß auch hier durch eine derartige Darstellung erst genügend über das weiter Analysierbare orientiert werden, ehe man die Tragweite und die Bedeutung der unter Anwendung von Reizungs- und Abtragungsmethoden an den einzelnen Partien des Nervensystems erzielten Versuchsergebnisse völlig richtig zu bewerten vermag.

Ortsänderung. Die Lokomotion der Insekten erfolgt bei den verschiedenen Formen in der mannigfaltigsten Weise. Denn bekanntlich vermögen sie auf dem Boden zu gehen, zu kriechen, zu springen, zu graben, in der Luft zu fliegen, im Wasser zu schwimmen. Die dabei auftretenden komplizierten Bewegungen und Innervationen scheinen ferner auch bei demselben Lokomotionsmodus, wie z. B. beim Gehen oder beim Schwimmen, in den verschiedenen Arten wesentliche Unterschiede aufzuweisen.

Eine eingehende Analyse dieser komplizierten Lokomotionsbewegungen, namentlich vom Standpunkt der Physiologie des Nervensystems, fehlt uns zur Zeit.

Nur Bethe (6) verdanken wir einige hierher gehörenden Notizen über die Schwimm- und Gehbewegungen eines Wasserkäfers (*Hydrophilus piceus*), die im folgenden kurz wiedergegeben seien.

1. Das Schwimmen erfolgt bei diesem Tiere nur durch die Tätigkeit der beiden hinteren Beinpaare. Das erste Beinpaar wird nämlich dabei dicht an den Körper angezogen gehalten. Die tätigen Beine werden dabei weit ausgespreizt gehalten und, soweit man dies direkt beobachten kann, nur im Hüftgelenk aktiv bewegt. Und zwar bewegen sich die beiden Beine eines Paares immer gleichartig, aber entgegengesetzt gerichtet, das eine schwingt vor, während das andere nach hinten schwingt, so daß die beiden Femora immer parallel zueinander bleiben. Es ist derselbe Effekt, als wenn beide Beine unbeweglich miteinander zu einer Gabel (Schwimmgabel) verbunden wären, und diese Schwimmgabel als ein Ganzes um einen festen Punkt hin und her geschwenkt würde wie ein Pumpenschwengel. Es läuft also die Schwimmbewegung in zwei Takten ab: im ersten schwingt gleichzeitig das zweite linke Bein und das dritte rechte nach hinten und das zweite rechte und dritte linke nach vorn, im zweiten Takt

schlägt das zweite linke Bein und das dritte rechte nach vorn, das zweite rechte und das dritte linke nach hinten. Bei Abweichung von der geraden Linie (beim Umbiegen) arbeiten die Beine in demselben Rhythmus (es sistiert nie die Bewegung der einen Seite ganz), es machen aber die Beine einer Seite größere Exkursionen. Stößt das Tier an die Wand des Gefäßes oder erreicht es den Boden (normale Tiere schwimmen immer, wenn man sie ins Wasser setzt, zunächst zum Boden herunter), so werden die Vorderbeine vorgestreckt und laufen an der Wand des Gefäßes oder am Boden dahin, im Takte der weiterhin Schwimmbewegungen machenden Hinterbeine laufend. Am Boden suchen normale Tiere dann in dieser Weise halb laufend, halb schwimmend einen Ort zwischen Steinen, wo sie sich zwischen die Steine einklemmen können.

2. Bei dem Gang auf dem Lande verhält sich die Bewegung der Schwimmbeine ganz ebenso, mit dem Unterschied, daß die Tibia jedes Beines im Tibiofemoralgelenk so gebeugt und gestreckt wird, daß ihr distales Ende auf dem Boden festen Fuß fassen kann. Außerdem sind die Vorderbeine immer mit am Gang beteiligt, indem sie sich in den Bewegungsrhythmus der anderen Beine einreihen. Es wird also im ersten Takt das linke erste, das rechte zweite und das linke dritte Bein nach hinten ausgestreckt, während die entsprechenden gekreuzten Beine angezogen und vorgesetzt werden, im zweiten Takt bewegt sich das rechte erste, linke zweite und rechte dritte Bein nach hinten, während das linke erste, rechte zweite und linke dritte vorgesetzt werden. [Schon Binet (11) hatte übrigens an *Dytiscus* und anderen Insekten diese Lokomotion genau festgestellt.]

3. Zur Analyse der die komplizierten Schwimm- und Gehbewegungen zusammensetzenden elementaren Reflexe.

α) Die Koordination der gleichzeitig, jedoch nach entgegengesetzter Richtung verlaufenden Bewegungen der Beine eines Paares, als „bildeten sie eine Gabel aus einem Stück" „ist, wie sich schon am normalen Tier zeigen läßt, tief in die nervösen Zentralapparate eingewurzelt. Berührt man bei einem ruhig mit halb ausgestreckten Hinterbeinen sitzenden Tier das eine Hinterbein, so wird es angezogen, während sich zu gleicher Zeit das gekreuzte Hinterbein entsprechend streckt."

β) Im Wasser (beim Schwimmen liegt der Kopf immer unter Wasser) sind die Antennen immer eingezogen. Dieses Einziehen ist ein Reflex, der durch die Berührung des Wassers mit den Antennen selbst ausgelöst wird, „denn wenn man ein an einem Draht befestigtes Tier, bei dem die Antennen ausgestreckt sind, mit dem ganzen Leib vorsichtig ins Wasser senkt, so werden sie erst eingezogen in dem Augenblick, wo das Wasser die Fühler selbst berührt. Dagegen sind die Palpen immer im Wasser ausgestreckt". Auf dem Lande sind die Antennen ausgestreckt und werden fortwährend symmetrisch hin und herbewegt. Durch verschiedene schwache Reizungen (leichtes Berühren oder Anblasen, eine plötzliche Verdunkelung oder Belichtung des Auges) werden sie jedoch reflektorisch eingezogen.

γ) Wenn man ein Tier in Wasser setzt, so tritt fast momentan die Spreizung der vier hinteren Beine ein, während das erste Beinpaar angezogen wird und zu schwimmen beginnt. Zur Feststellung der einzelnen auslösenden Bedingungen dieser Spreizungs- bezw.

Anziehungsreflexe (Schwimmreflex) nach Untertauchen unter Wasser stellte nun Bethe folgende Versuche an. Wenn man ein Tier auf ein Brett setzt, dieses auf die Oberfläche des Wassers legt und langsam herunterdrückt, so tritt in dem Augenblick, wo das Brett so weit gesenkt ist, daß der Körper, der spezifisch leichter ist als Wasser, flottiert, die Spreizung und das Schwimmen ein, man mag noch so vorsichtig das Brett untertauchen. Der Schwimmreflex kommt also nicht durch die alleinige Berührung der Beine mit dem Wasser zustande, da der Reflex nicht eintritt, wenn nur die Beine im Wasser stehen. Dann setzte Bethe ein Tier ins Wasser, nachdem er ihm auf seinen Rücken ein kleines, an einem Faden befestigtes Gewicht gesetzt hatte, so daß gerade der Unterschied im spezifischen Gewicht überwunden wurde. Das Tier lief ruhig auf dem Boden umher. Sowie Bethe aber das Gewicht an dem Faden hochzog und das Tier den Kontakt mit dem Boden verloren hatte, trat der Schwimmreflex ein. „Es ist also sicher der Mangel eines Kontaktes mit festen Gegenständen notwendig.“ Daß die Benetzung des Körpers mit Wasser überhaupt zur Auslösung des Reflexes nicht notwendig ist, glaubt Bethe durch folgenden Versuch nachgewiesen zu haben. Mittels eines dünnen Drahtes wird das Tier an den Flügeldecken in der Mitte des Mesothorax passend befestigt. (Das Umlegen einer Draht- oder Fadenschlinge um den ganzen Körper ist nicht zweckmäßig.) Setzt man das Tier auf eine Glasplatte, dann kriecht es munter umher. Hebt man es jetzt an dem Drahthalter plötzlich in die Luft, so tritt fast regelmäßig der Schwimmreflex ein, sowie die Füße den Boden nicht mehr berühren. „Die Benetzung des Körpers mit Wasser ist also nicht notwendig . . . Derselbe wird allein ausgelöst durch Aufhebung des Kontaktes mit festen Gegenständen der Außenwelt.“

4. Reizwirkungen, die die Lokomotionsrichtungen beeinflussen. Bei gleichmäßiger Beleuchtung von allen Seiten laufen die Tiere geradeaus mit geringen seitlichen Abweichungen. Ist die Beleuchtung ungleichartig, z. B. im Zimmer am Fenster, so wenden sich die Tiere immer vom Licht ab, einen Kreisbogen beschreibend. Wenn man sie gerade gegen das Licht setzt, so ist es unsicher, nach welcher Seite sie ausbiegen werden; setzt man sie aber etwas schräg gegen das Licht, so geschieht immer die Umdrehung nach der Seite hin, deren Auge weniger vom Licht getroffen wird. Auch durch plötzliche Ortsänderung der Lichtquelle (Lampe) läßt sich dieser Photoreflex („negativer Phototropismus“) gut demonstrieren.

Auch durch Einwirkung von Druckreizen kann die Richtung der Gehbewegungen beeinflußt werden. Treffen z. B. die Tiere auf ihrem Wege auf einen festen Gegenstand, so bleiben sie dort entweder liegen oder weichen ihm aus, aber erst dann, wenn die Fühler oder ein Fühler den Gegenstand berührt, und zwar immer nach der Seite, welche durch die Berührung nicht oder weniger gereizt wird. Reizt man ein laufendes Tier durch Berührung eines Fühlers oder Beines, so biegt es nach der anderen Seite aus oder läuft nach dieser Richtung seitwärts.

5. Umdrehreflex. Sowie man ein Tier auf den Rücken gelegt hat, suchen die Beine den Boden und strampeln dort umher, bis sie einen Anhaltspunkt gefunden haben, an den sie sich feststemmen können, was dem Tier nur schwer gelingt. Ist aber der Anhaltspunkt gefunden, dann geht das Umdrehen leicht von statten.

Im anderen Falle dauert das Umdrehen oft außerordentlich lange, charakteristisch jedoch ist, daß ein auf den Rücken gelegtes Tier sofort die Beine nach rückwärts bewegt. Bei der Mehrzahl der schlanken und flinken Insekten muß der Umdrehreflex natürlich durchaus leichter und fixer erfolgen als beim *Hydrophilus*.

6. Abwehrreflexe. Hält man einen *Hydrophilus* an einem Beine fest, so stemmen sich die anderen Beine gegen die Finger an, und zwar mit den Dornen am Ende der Tibien. Das gleiche ist der Fall, wenn man ein Tier von hinten mit einem Fingergriff quer über die Flügeldecken hoch hebt.

Bekanntlich besitzen andere Insekten wirksamere Verteidigungsreflexe, wie die Bienen in ihrem Stachel usw. Es ist auch bekannt, daß alle Insekten ihren Körper und deren Anhänge immer sauber halten, indem sie durch zweckmäßige Putzbewegungen alle Fremdkörper eifrig entfernen.

7. Kompensatorische Kopfbewegungen. Auf passive Drehbewegungen reagieren die Insekten mit Kompensationsbewegungen des Kopfes. Nach Lyon (54) und v. Uexküll (77) werden die diese Reflexbewegungen auslösenden Reize von den Augen vermittelt. Schwärzt man die Cornea beider Augen mit Lack, so folgt der Kopf der Drehung des Rumpfes ohne irgendwelche Gegenbewegung.

8. Autotomie. Auch bei Insekten ist die Autotomie eine weitverbreitete Erscheinung, die ebenfalls auf bestimmte schädliche Reize hin auftritt und als Schutzreflex zu deuten ist. An den Sprungbeinen der Lokuste bestätigte Ch. Contejean (24) die von Fredericq (vgl. p. 257) an Crustaceen angegebenen Bedingungen für das Zustandekommen dieser Reflexerscheinung. Wird ein Sprungbein der Lokuste befestigt und dann das Tier mit starken thermischen Reizen (mit einem rotglühenden Eisenstabe) am übrigen Körper verletzt, so gelingt es ihm nie, sich durch Abwerfen des gehinderten Beines zu befreien. Dagegen bricht die Extremität sofort ab, wenn der Reiz auf sie selbst appliziert wird. Alle künstlichen brüsken schädlichen Reize (chemische, mechanische, thermische, am besten jedoch elektrische) sind dabei wirksam, wenn sie auf das Femur appliziert werden, dagegen weniger wirksam, wenn sie auf die Tibia einwirken. Ein Stützpunkt für das Femur ist absolut notwendig, damit die Autotomie erfolgt. Der Reflex tritt nicht nur am geköpften Tiere auf, sondern selbst am isolierten Metathorax. Das nervöse Zentrum liegt also im dritten thorakalen Ganglienpaar. Es muß jedoch das Ganglienpaar sonst unverletzt sein, denn Contejean konnte die Autotomie an Lokusten nicht mehr erzielen, bei denen er beide Ganglien voneinander getrennt hatte. Eine solche Trennung muß übrigens mit Vorsicht ausgeführt werden, da ein brüsker Scherenschnitt mitunter durch direkte Reizung der Zentren die Amputation der Beine zur Folge hat. Eine besondere Erwähnung verdienen ferner die Beobachtungen von E. Bordage (12) an einigen Phasmiden (besonders *Monandroptera inucans*). Er fand, daß wenn auch der Experimentator immer imstande ist, künstlich, d. h. durch Anbringung schädlicher (d. h. starker mechanischer oder thermischer) Reize die Autotomie dieser Insekten auszulösen, doch der Biß von Ameisen, also ihren natürlichen Feinden die Autotomie ganz besonders leicht und prompt veranlaßt. Bordage selbst konnte ferner nachweisen, daß die durch Autotomie eliminierten Glieder dann sehr schnell wieder regeneriert werden.

Auch an Libellen wurde dieser Reflex nachgewiesen (v. Uexküll, 77).

9. Eine weitverbreitete Reflexerscheinung der verschiedensten Insekten liegt dem sogenannten „Sichtotstellen“ zugrunde. Man braucht nur irgend eines dieser Tiere mit den Fingern am Rücken anzufassen oder irgendwie anzustoßen, damit es sofort bewegungslos wird; alle Extremitäten werden dabei meist an den Körper angezogen, und so verharrt das Tier in diesem Zustande vollkommener Ruhe eine Zeitlang, ohne sich zu rühren, als ob es wirklich tot wäre. In diesem Zustande scheinen die augenfälligsten Funktionen des Nervensystems tatsächlich gehemmt zu sein. So sind dabei nicht bloß die Gehbewegungen, sondern unter anderem auch der Umdrehreflex nicht mehr auslösbar, und es sind anscheinend sehr starke schädliche Reize erforderlich, um Abwehrreflexe herbeizuführen. Die näheren Bedingungen für das Zustandekommen dieses eigentümlichen Reflexes wurden bisher nicht ergründet. Bethe (7) bemerkt jedoch, daß derselbe eine große Aehnlichkeit mit dem von ihm bei *Carcinus maenas* (vgl. p. 258) beschriebenen Starrkrampfreflex hat; deshalb wird auch dieser Reflex von Bethe als Starrkrampfreflex bezeichnet. Sehr wahrscheinlich handelt es sich hier also um einen „tonischen Reflex“ Verworns. Seine biologische Bedeutung wird meist darin erkannt, daß die Insekten dadurch leicht ihren Verfolgern entgehen können. Es wäre also ein Schutzreflex.

10. Farbenwechsel. Bei Insekten scheint ein rascher, durch vorübergehende Außenreize (Lichtreize) bedingter Farbenwechsel kaum vorzukommen, obwohl dies bisher nur wenig untersucht ist (vgl. W. Schleip, 72). Dagegen scheint ein periodisch mit Tag und Nacht wiederkehrender Farbenwechsel, ähnlich wie der besonders von Keeble und Gamble an Crustaceen nachgewiesene, bei Insekten ziemlich verbreitet zu sein. So zeigt *Dixippus morosus*, an dem W. Schleip seine Versuche anstellte, in der Gefangenschaft gezüchtet, eine große Zahl von Färbungsvarietäten, von denen jede (mit Ausnahme der grünen Varietäten) einen periodisch, mit Tag und Nacht zusammenfallenden Farbenwechsel durchmacht, indem sie nachts dunkel und tags hell gefärbt sind. Im Gegensatz zu den gleich hernach zu erwähnenden periodisch wiederkehrenden Lebensäußerungen dieses Tieres wird aber der Farbenwechsel von den Außenreizen (namentlich Lichtreizen) nicht direkt und allein herbeigeführt, wenn auch zweifellos von ihnen beeinflußt. So werden die Tiere während der Nacht durch Beleuchtung veranlaßt, hell zu werden, Verdunkelung am Tage hat nur selten einen Erfolg. In dauernder Dunkelheit bleibt der periodische Farbenwechsel einige Wochen lang erhalten, wobei jedoch dann allmählich der Hellzustand zugunsten des Dunkelzustandes abgekürzt wird und schließlich ganz verschwindet. Trotz dauernder Beleuchtung bleiben ferner ebenfalls Spuren des periodischen Farbenwechsels eine Zeitlang noch erhalten, was namentlich dann deutlich wird, wenn die Tiere in dauernde Dunkelheit gebracht werden. Bei Einwirkung eines umgekehrten Beleuchtungswechsels ist anfangs der normale periodische Farbenwechsel erhalten; nach längerer Zeit richtet sich aber ein entsprechender, umgekehrter periodischer Farbenwechsel ein, der in dauernder Dunkelheit ebenfalls bestehen bleibt. Wenn also der periodische Farbenwechsel von *Dixippus* nicht auf der direkten Wirkung

des periodischen Wechsels zwischen Tag- und Nachtreizen allein beruht, ist derselbe andererseits auf keinen Fall von ihnen ganz unabhängig (autonom). Nach W. SCHLEIP würde hier neben der momentanen Einwirkung der Außenreize noch die Nachwirkung der periodisch wiederkehrenden auslösenden Reize eine wichtige Rolle spielen.

11. Tag- und Nachtperiodizität einiger Tätigkeitserscheinungen.

Daß auch die Insekten in ihren Funktionen eine mit Tag und Nacht wechselnde Ruhe- und Tätigkeitsperiodizität, also einen wahren Schlafzustand zeigen, scheint heute im allgemeinen festzustehen.

So zeigt nach W. SCHLEIP (72) *Dixippus morosus*, eine der wegen ihrer anscheinend nur am Tage auftretenden täuschenden Aehnlichkeit mit Baumzweigchen oder -blättern bekannte Phasmiden (Stabheuschrecken), sowohl in ihren Bewegungen wie in ihren Körperstellungen einen recht ausgesprochenen periodischen Wechsel, indem er in der Nacht sich bewegt, frißt oder in „Ruhestellung“ verharrt, am Tage aber bewegungslos wird und die „Schutzstellung“ annimmt. Die Schutzstellung, welche im Verein mit der Gestalt des Körpers und der Extremitäten die Aehnlichkeit der Tiere mit einem Zweigchen hervorruft und so ihnen für die Erhaltung ihres Lebens von Vorteil ist, ist nämlich ganz verschieden von der in der Nacht zeitweise vorkommenden Ruhestellung. In der Schutzstellung wird der ganze Körper vollkommen geradegestreckt, die Vorderbeine nach vorn in der Verlängerung des Körpers ausgestreckt und zusammengelegt; dabei werden auch die übrigen Beine ausgestreckt und dicht an den Körper angelegt, die Mittelbeine nach vorn, die Hinterbeine nach hinten gerichtet. Doch ist die Haltung der beiden letzten Beinpaare ganz verschieden und hängt vor allem davon ab, ob und wie sich das Tier gerade an seiner Unterlage festhält. Die geschilderte Haltung tritt auf, wenn die Tiere auf dem Boden liegen, oder wenn man sie berührt oder von ihrer Unterlage wegnimmt (Sichtotstellen), oder schließlich wenn sie, freihängend, sich entweder mit den Krallen der Vorderbeine oder denen der Hinterbeine an einem Zweigchen oder dergleichen festhalten. Jedenfalls werden die beiden letzten Beinpaare, wenn sie auch zum Zwecke des Anklammerns an die Unterlage gespreizt werden, doch so wenig als möglich gespreizt, so daß auch in dieser Stellung die Aehnlichkeit der Tiere mit einem Stäbchen nicht verloren geht, und stets wird der Körper der Unterlage angeschmiegt.

In der nachts gezeigten „Ruhestellung“ ist dagegen das lange Abdomen mehr oder weniger stark dorsalwärts gekrümmt, wobei alle drei Beinpaare stets gespreizt sind und der Körper von der Unterlage entfernt wird.

SCHLEIP konnte nun feststellen, zum Teil in Uebereinstimmung mit den früheren Ergebnissen STOCKARDS (75) an einer anderen Phasmide (*Aplopus Mayeri*), daß der Wechsel zwischen Schutzstellung am Tage und Bewegungen bezw. Ruhestellung in der Nacht lediglich auf der periodischen Wiederkehr der von Beleuchtung bezw. Dunkelheit abhängigen Reize beruht.

Die Tiere STOCKARDS gingen nämlich bei künstlicher Verdunkelung nach vorherigem Aufenthalt im Hellen binnen 10—20 Minuten zur Bewegung über, zuweilen auch schon in kürzerer Zeit, während

sie beim Uebergang von Dunkelheit zur Helligkeit schon nach einer halben oder wenigen Minuten bewegungslos wurden.

Die Tiere Schleips verhielten sich im wesentlichen ebenso. Nur ließ sich dabei beobachten, daß bei Uebergang vom Hellen zum Dunkeln die Zeit, innerhalb welcher die Reaktion zur Beweglichkeit erfolgt, recht verschieden ist, indem sie auch von vorausgegangenen Zuständen des Tieres abhängt. Waren die Tiere z. B. vorher mehrere Stunden im Dunkeln geblieben, so reagierten viele Tiere auf eine bald nachfolgende künstliche neue Verdunkelung überhaupt nicht oder nur sehr schwach. Die Einwirkung von Licht nach vorausgegangener Dunkelheit dagegen bewirkte stets, daß die Tiere fast immer augenblicklich ihre Bewegungen einstellten, indem sie zunächst in der Stellung unbeweglich verharren, welche sie im Moment der Belichtung gerade innehaben. Später geht bei dauernder Beleuchtung diese sofort eingenommene Ruhestellung in die typische Schutzstellung über. Wie dieser Uebergang erfolgt, ist nicht uninteressant, zu erfahren. „Nur in wenigen Fällen geschieht das rasch, meistens vergeht darüber eine halbe oder ganze Stunde oder sogar noch längere Zeit. Sowie die Bewegungslosigkeit eingetreten ist, wird das Abdomen allmählich und unmerklich innerhalb weniger Minuten geradegestreckt, die Beine aber verharren zunächst in der Stellung, die sie im Augenblick der Beleuchtung gerade hatten. Dann machen die Tiere im Laufe der nächsten Stunde ab und zu jene so eigentümlichen Schaukelbewegungen, bei denen der Körper durch abwechselndes Beugen und Strecken der Beine der einen und der anderen Seite parallel zu seiner Längsachse hin und her bewegt wird. Die Schaukelbewegung verläuft dabei meist ziemlich rasch, aber wenig ausgiebig; es werden mehrere Schwingungen in einer Sekunde gemacht." (Das Zustandekommen derartiger bei den Phasmiden und sonst noch bei einigen anderen Insekten vorkommenden Schaukelbewegungen ist noch nicht erforscht. Von der Beobachtung ausgehend, daß man dabei oft den Eindruck erhält, als ob ein dünnes Zweigchen von einem Luftzug bewegt würde, hat man schon mehrfach auch die Schaukelbewegung als eine Schutzanpassung gedeutet, durch die die Tiere, ohne aufzufallen, ihre Stellung zu wechseln vermögen. Doch ist die Erklärung nach Schleip nicht einwandfrei.) Bei einer dieser Schaukelbewegungen legen die Tiere dann ein Vorderbein nach vorn ausgestreckt an den Kopf an, nach einiger Zeit bei einer zweiten das andere, seltener geschieht es mit beiden zugleich. Ferner suchen sie bei einer solchen Gelegenheit auch die übrigen Beine dem Körper anzulegen, soweit das, ohne herabzufallen, möglich ist, und so kommt allmählich die charakteristische Schutzstellung heraus. Gerade so geschieht das offenbar auch während der Morgendämmerung beim natürlichen Wechsel zwischen Nacht und Tag.

In Dauerbeleuchtung gehaltene Tiere haben den Reflex, bei Beleuchtung die Schutzstellung einzunehmen, eingebüßt, oder er ist wenigstens stark unterdrückt; denn die Zahl der in Schutzstellung befindlichen Individuen ist bei den dauernd beleuchteten nicht größer als bei den dauernd verdunkelten.

Nach Stockard und Schleip vermögen die Tiere noch dieselben Reaktionen auf Lichteinwirkung zu zeigen, auch wenn ihre Augen außer Funktion gesetzt werden. Diese Stabheuschrecken können also außer mit ihren Augen auch mit Teilen der übrigen Körperoberfläche

(wahrscheinlich der Hypodermis) Lichtintensitäten unterscheiden. Sie verhalten sich ferner Licht von verschiedener Farbe gegenüber ebenso wie gegenüber weißem Licht.

b) Ergebnisse der zur Analyse der nervösen Funktionen am Nervensystem ausgeführten Abtrennungs- und Reizungsversuche.

Nach den älteren ausführlichen Untersuchungen von FAIVRE an *Dytiscus marginalis* und von YERSIN an Grillen liegen in der Literatur bis zu den letzten Zeiten nur einzelne spärliche diesbezügliche Angaben vor.

E. DÖNHOFF (28, 29) fand an der Biene, daß der vom Körper abgetrennte Kopf noch Saugbewegungen mit dem Rüssel vollführt, wenn man diesem Honig vorsetzt. Der vom Kopf abgetrennte Leib ist andererseits imstande, mit den Beinen noch „die instinktmäßigen Bewegungen des Blumenstaubsammelns“ auszuführen. Auch der Umdrehreflex ist bei ihm vorhanden. Wird ferner der abgeschnittene Hinterleib gedrückt, so wird der Stachel vorgestoßen und zurückgezogen, wie eine unversehrte Biene dies tut, wenn man sie an irgendeiner Körperstelle drückt. „Die Koordinationszentra (schließt DÖNHOFF) sind mithin über das ganze Zentralnervensystem verteilt.“ Das Zentrum für die Atembewegungen der Hinterleibsringe würde jedoch im Kopf liegen, was durch folgenden Versuch bewiesen werden soll. „Faßt man mit einer Pinzette das Bein einer Biene und hält sie unter laues Wasser, so tritt nach kurzer Zeit Atemnot ein: die Hinterleibsringe nähern und entfernen sich abwechselnd. Schneidet man den Kopf der Biene ab und hält sie nun unter Wasser, so treten die Atembewegungen nicht ein.“

An *Luciola italica* wies M. VERWORN (78) nach, daß auch die Lichtproduktion (Leuchten), eine Tätigkeitserscheinung, welche mehrere Nachtinsekten zeigen (vgl. den betreffenden Abschnitt dieses Handb.), unter der Herrschaft des Nervensystems steht. Auch diese Käfer zeigen übrigens in ihrer Lebensäußerung eine ausgesprochene Tag- und Nachtperiodizität (vgl. oben p. 311), indem sie bei Tage zwischen den Sträuchern und Kräutern ruhig im Schlaf verharren, ohne die geringste Bewegung zu machen, bei Nacht dagegen sich munter bewegen und rastlos umherfliegen. Ihre Lichtproduktion verhält sich analog, indem die Käfer nur im wachen Zustande während der Nacht leuchten und den charakteristischen regelmäßigen Rhythmus des Leuchtens ihrer beiden letzten Hinterleibssegmente (60—80 pro Minute) zeigen. Beim Tagesschlafe leuchten sie spontan nicht oder kaum merklich. „Ist noch ein schwacher Schein wahrzunehmen, so besteht dieser dauernd ohne Unterbrechung, aber er nimmt nicht gleichmäßig die ganze Fläche der beiden Segmente ein, sondern ist hier und dort durchsetzt von ganz dunklen Flecken.“ Werden sie aber gereizt, indem man sie mehrere Male heftig schüttelt, so beginnen sie Bewegungen zu machen und gleichzeitig zu leuchten. Nach Aufhören des Reizes werden sie wieder still und leuchten auch nicht mehr. Werden die Käfer aber anhaltend gereizt, so werden die Bewegungen lebhafter, die Tiere kriechen schnell umher, und das Leuchten, das anfangs unregelmäßig intermittierend ist, nimmt seinen gewöhnlichen Rhythmus an, den es am Abend zeigt, wenn die Käfer im völlig wachen Zustand sind. Doch nur eine Zeitlang. Denn nach einer

Weile wird das Leuchten wieder arhythmisch, die Segmente flammen nicht mehr so hell und gleichmäßig auf, und schließlich erlischt es ganz, während der Käfer wieder im Schlaf versinkt.

Schon aus diesen an unversehrten Tieren angestellten Versuchen zog Verworn den Schluß, daß die Lichtproduktion unter dem Einfluß des Zentralnervensystems steht. Um die Abhängigkeitsverhältnisse vom Nervensystem näher kennen zu lernen, führte er folgende Durchschneidungs- und Reizungsversuche aus. Wurde Abendtieren, die munter waren und ihren typischen Leuchtrhythmus zeigten, der Ober- und Unterschlundganglion tragende Kopf abgeschnitten, so hörte der Rhythmus des Leuchtens augenblicklich auf, indem das Licht meist sofort, bisweilen etwas langsamer bis auf einen matten Schein herabsank, der nach längerer Zeit ganz verschwand. Ein spontanes Aufleuchten des Organes trat nach Entfernung des Kopfes niemals ein.

Wurde dagegen, nachdem das Licht infolge der Dekapitation bis auf die minimale Intensität herabgesunken war, die Schnittstelle durch Berührung mit einer Nadel gereizt oder wurde der Körper des Käfers an der Grenze des Abdomens durchgeschnitten oder schließlich von dem jetzt übrigen Abdomen sukzessive von vorn nach hinten ein Segment nach dem anderen abgetrennt, so blitzte jedesmal das Leuchtorgan momentan maximal auf, um dann schnell wieder bis zum Intensitätsminimum zu verblassen.

Weitere Versuche bestanden in der Chloroformnarkose von unverletzten wachen Tieren, die ebenfalls vorübergehendes (falls die Narkose nicht allzuweit geführt war) Erlöschen des Leuchtens herbeiführte.

Aus seinen Versuchen schließt nun Verworn, daß das Leuchtorgan von *Luciola italica* „in der Ruhe keine oder nur eine ganz minimale Lichtproduktion aufweist, daß aber in den Ganglien des Schlundringes ein Zentrum gelegen ist, dessen Tätigkeit im wachen Zustande des Käfers auf dem Wege durch die Nervenstränge des Bauchmarkes regelmäßig rhythmisch intermittierende Impulse für eine Steigerung der Lichtproduktion bis auf das Maximum der Lichtintensität nach dem Leuchtorgan entsendet. Ob dieses automatische Zentrum für die Erregung des Leuchtorganes im Ober- und Unterschlundganglion gelegen ist, läßt sich bei der Kleinheit des Objektes wegen der technischen Schwierigkeiten nicht feststellen. Für die Annahme eines anderen, tiefer im Bauchmark gelegenen Zentrums, durch welches die reflektorische Erregung des Leuchtorganes vermittelt wurde, liegt nach den vorstehenden Versuchen keine Berechtigung vor. Die Reizerregung des Leuchtorganes geschieht vielmehr durch direkte Nervenreizung oder durch Reizung der Leuchtsubstanz selbst, wie die Reizbarkeit kleiner Stücke der Leuchtsubstanz zeigt, in denen bekanntlich keine Ganglienzellen gelegen sind.“

Die Schabe (*Blatta orientalis*), der Goldkäfer (*Carabus auratus*), sowie andere Insekten vermögen nach Köpfung sowohl zu gehen wie zu fliegen. Auch der Umdrehreflex ist noch vorhanden. Dasselbe gilt auch für Raupen. Infolgedessen schien es Steiner (74) sehr fraglich, ob diese Tiere im Oberschlundganglion ein „allgemeines Bewegungszentrum“ besitzen. Nach Halbierung des Kopfes, wodurch nach Steiner einseitige Abtragung des Dorsalganglions herbeigeführt werden soll (während in Wahrheit sämtliche im Kopf gelegene Zentrengebilde einseitig abgetragen werden, wie Bethe mit Recht bemerkt),

führen die Tiere stets Kreisbewegungen nach der gesunden Seite aus. Lähmungserscheinungen werden dabei nie beobachtet. Fliegen, Wespen und Schmetterlinge fliegen dann im Kreise.

Bei Raupen (und Myriopoden) trennte STEINER die eine Kommissur durch, indem er eine feine Schere in die Mundöffnung einführte und von hier aus nach oben und hinten schnitt. Auch diese Tiere zeigten hierauf Kreisbewegungen nach der unverletzten Seite.

Aus alledem zieht STEINER den Schluß, daß auch die Insekten im Dorsalganglion ein allgemeines Bewegungszentrum besitzen.

Abtragung des Prothorax und selbst des Mesothorax an Käfern (*Blatta orientalis*, *Carabus auratus* u. a.), d. h. also Entfernung des zweiten bezw. dritten Bauchganglions läßt allerdings die Lokomotionsfähigkeit in den zwei bezw. in dem einen noch erhaltenen Beinpaar unverändert.

Erst BETHE (6) verdanken wir eine Reihe wichtiger Untersuchungen über das Nervensystem einiger Insekten, die er wohl als erster mit geeigneteren Methoden zu operieren versuchte.

Unter Anwendung der Lupe suchte er nämlich nach geeigneter Fixierung der Tiere die einzelnen Teile des Zentralnervensystems meist des Kopfes freizupräparieren und zu verletzen. Auch sorgte er dafür, die Tiere nach der Operation möglichst lange am Leben zu erhalten, indem er die Wundöffnung nach Zurückklappen des durchgeschnittenen Chitinstückes mit Wachs verschloß.

Die von BETHE untersuchten Insekten waren: eine Heuschrecke (*Pachytylus cinerascens*), die Honigbiene (*Apis mellifica*) und ein Schwimmkäfer (*Hydrophilus piceus*). Bei den beiden ersten erstreckte sich seine Untersuchung nur auf die im Kopf gelegenen Teile des Zentralnervensystems, beim Wasserkäfer unternahm er aber auch eine Reihe von Versuchen an den Thorakalganglien.

1. Versuche an der Heuschrecke (*Pachytylus cinerascens* FABR.).

α) Abtragung des Oberschlundganglions. Die Antennen hängen schlaff herab, eine Reizung derselben löst weder in der ersten Zeit nach der Operation noch später irgendeine Reaktion des Tieres aus. Sie werden vom abgetragenen Ganglion aus motorisch und sensibel innerviert. Trotzdem kann das Tier wohlkoordinierte Putzbewegungen mit den Beinen an den Antennen ausführen, gerade wie ein normales Tier es tut, wenn man die Antenne gereizt hat oder Schmutz daran sitzt. Das Tier, das sich gleich nach der Operation gut in Bauchlage auf den Beinen erhält, beugt nämlich den Kopf auf der einen Seite herunter, faßt mit dem Vorderbein dieser Seite über die Antenne, setzt den Fuß mit der darunterliegenden Antenne auf die Erde und zieht nun unter Strecken der Beine und Heben des Kopfes die Antenne unter dem Fuß durch. Nachdem dies auf einer Seite geschehen ist, wird es auf der anderen Seite ebenso vollzogen usw. Dabei ist erstaunlich, wie gut die Antenne, die gar nicht mehr im nervösen Zusammenhang mit dem Bein steht, oft schon beim ersten Hinlangen mit dem Bein erfaßt wird. Manchmal faßt das Bein allerdings mehrmals hin, ehe es sie zu fassen bekommt. Niemals aber wurde das Bein auf die Erde gesetzt, und machte der Kopf die Bewegung nach oben, ohne daß die Antenne gefaßt war. Das Zustandekommen dieses komplizierten Abwisch- und Reinigungs-

reflexes, dessen Zentrum seinen anatomischen Sitz offenbar in den Bauchganglien hat, wird wohl, wie Bethe meint, durch Reize ausgelöst, die von der Operation erzeugt werden. Diese Reize, die zum Teil der unter normaler Bedingung angebrachten Reizung der Antenne entsprechen, würden zunächst die Teile des Unterschlundganglions erregen, welche den Bewegungen des Kopfes vorstehen. Es wird der Kopf nach unten und nach der Seite geneigt. Zugleich wird das erste Bein derselben Seite zum Erheben und Nachvornstrecken und zum Umhergreifen in der Gegend, wo sich die Antenne normalerweise befindet, angeregt. Die von der Berührung der Antenne in dem Bein erzeugten Druckreize lösen nun die weiteren Teile des Gesamtreflexes aus. Dieser eigentümliche Putzreflex tritt nur unmittelbar nach der Operation auf, was ein Beweis für die Annahme ist, daß der auslösende Reiz wirklich durch die Operation selbst entsteht.

Die Tiere sitzen sonst gewöhnlich ruhig da, und ohne äußeren Reiz erfolgen selten andere Bewegungen als die oben erwähnten gleich nach der Operation und Bewegungen mit den Palpen des Mundes. Der Körper wird mehr vom Boden erhoben als bei normalen Tieren, was eine Folge davon ist, daß die vier Vorderbeine besonders im Hüftgelenk stärker flektiert sind. Diese Erscheinung, die am stärksten kurze Zeit nach der Operation hervortritt, schwächt sich im Laufe eines Tages auf ein bestehenbleibendes Maß ab.

Lokomotionsbewegungen können jedoch durch künstliche Reize ausgelöst werden. Beim Drücken der Flügel werden z. B. einige langsame Schritte gemacht, welche den Körper gut vorwärts tragen, und deren Reihenfolge mit der beim normalen Gange identisch ist. Die Beine werden dabei jedoch abnorm hoch vom Boden erhoben. Auf Reizung des Abdomens oder starke andere Reize erfolgt ein kräftiger, oft hoher Sprung, wobei die Tiere das Gleichgewicht nicht verlieren, sondern gut wieder auf die Erde kommen.

Umdrehreflex ist noch deutlich vorhanden. Auch gegen passive Verlagerungen seines Körpers reagiert das Tier mit passenden Korrektionsbewegungen. Es hält sich z. B. an einem hingehaltenen Holzstab gut fest, und wenn man den Stab horizontal langsam dreht, so geht es entgegengesetzt der Drehung, so daß es also immer seine horizontale Lage beibehält.

Abwehrreflexe sind auch noch ganz gut zu erhalten. Wird z. B. eine Mundpalpe gereizt, so zuckt zunächst das Tier zusammen und macht dann lokale Abwehrbewegungen mit dem ersten Fuß derselben Seite. Auf stärkere Reize reagiert es mit einem Sprung. Drückt man einen Fuß, so wird er zunächst zurückgezogen. Drückt man stärker, so fängt das Tier an zu gehen, und zwar nach der entgegengesetzten Seite, so daß das Tier also beim Druck auf den linken Vorderfuß schräg nach rechts fortgeht. Dabei werden die Beine der linken Seite erst dann angezogen, wenn sie ganz ausgestreckt sind, eine Erscheinung, die beim normalen Tier nicht vorkommt.

β) Abtragung der einen (rechten) Hälfte des Oberschlundganglions. Ruhelage. Gleich nach der Operation liegen die Tiere stark nach links geneigt (die Sagittalebene des Körpers weicht etwa um 30° von der Senkrechten nach links ab), indem der Körper auf der rechten Seite gehoben ist. Dies kommt dadurch zustande, daß die beiden ersten Beine der rechten Seite im Hüftgelenk stärker flektiert sind. Diese Neigung gleicht sich jedoch bis zu einem

gewissen Grade im Laufe der nächsten Tage aus, so daß die Neigung des Körpers nach links schließlich nur noch etwa 10° beträgt.

S p o n t a n e L o k o m o t i o n. Die Tiere sitzen fast nie ruhig, sondern gehen unaufhörlich, und zwar nach links (d. h. nach der unverletzten Seite) im Kreise (von einem Durchmesser von etwa 12 cm) herum. Bei genauerer Beobachtung findet man, daß, wenn einmal ein Stillstand eingetreten ist, das Gehen immer (wenn kein Reiz erfolgt) von den r e c h t e n Beinen ausgeht. Sie greifen aber nicht, wie beim normalen Tier, nach vorn, sondern nach links vorn aus und verschieben nun beim Strecken den Körper nach links vorn. Dadurch wird der Körper noch mehr nach links herüber geneigt; infolgedessen greifen die linken Beine reflektorisch ebenfalls nach links herüber, um das Umfallen zu vermeiden. Auf diese Weise wird der Kreisgang eingeleitet, wobei die Progressivbewegung fast nur von den rechten Beinen besorgt wird, während die linken Beine nur bei jedem Schritt nach links gehen, um das Gleichgewicht zu erhalten, und nur so viel nach vorn, als ihr Aufhängepunkt am Körper durch das Vorschieben mit den Beinen gegen die vorherige Lage im Raum verschoben ist. Es kommen übrigens bisweilen auch Inkoordinationen in den linken Beinen vor, indem manchmal der Schritt eines linken Beines gar nicht erfolgt, oder z. B. das zweite linke Bein nicht gleichzeitig mit dem ersten rechten, sondern später vorgesetzt wird. Mit der abnehmenden Neigung des Körpers werden auch die Kreise größer. So, wenn es sich um spontane Lokomotion handelt. Anders ist es, wenn auf R e i z e Gehbewegungen ausgeführt werden. Auf einen Reiz, z. B. der Flügel, werden nämlich zwar auch die Bewegungen der rechten Beine schneller und energischer, vor allem ist aber ein Zuwachs an Energie in der Bewegung der linken Beine bemerkbar. Das Tier geht jetzt immer noch im Kreise nach links, der Kreis ist aber bedeutend größer geworden. Es kann aber auch durch bestimmt angebrachte Reize Gang in gerader Linie, ja Gang nach der rechten Seite hervorgerufen werden. Dies gelingt zunächst z. B. durch L i c h t r e i z e. Bewegt man die Hand oder irgendeinen größeren Gegenstand schnell von der linken Seite auf das Tier zu, während es in dem gewöhnlichen Kreisgang begriffen ist, so richtet sich das Tier momentan mit den linken Beinen auf, so daß der Körper wagerecht zu liegen kommt. Bewegt man den Gegenstand schnell parallel zur Körperachse vor dem Auge in einer Entfernung von 5 cm hin und her, so bleibt das Tier aufgerichtet und geht beinahe gerade vorwärts. (Auf eine Reizung durch die verursachte Luftströmung kann dieser Reflex nicht zurückgeführt werden, da man das Tier recht kräftig anblasen muß, um eine ähnliche Reaktion herbeizurufen.) Um ganz geraden Gang oder gar Gang nach rechts herbeizuführen, ist dieser Reiz nicht stark genug. Dies läßt sich aber leicht dadurch auslösen, daß man eines der beiden linken Vorderbeine drückt oder wiederholt mit einer leichten Nadel klopft. Das Tier richtet sich dann ebenfalls links auf, die linken Beine fangen an, energischer auszugreifen, und je nach Stärke des Reizes tritt gerader Gang oder Gang schräg nach rechts vorwärts mit paralleler Verschiebung der Körperachse oder sogar Gang im Kreisbogen nach rechts ein. Reizt man das rechte erste Bein, so tritt nicht ein stärkerer Kreisgang nach links ein, als ihn das Tier für gewöhnlich ausführt, vielmehr ist eher eine größere Tendenz zum Geradegehen zu bemerken.

Auch bei Reizung der linken Antenne kann Kreisgang nach rechts eintreten, gewöhnlich tritt allerdings Rückwärtsgang ein. Von der linken Antenne lassen sich überhaupt durch Reizung sehr leicht Reflexe erzielen. Wird sie stark gereizt, so tritt Abwehr mit dem ersten linken Bein ein.

Durch Druckreize des Abdomens wird immer ein kräftiger Sprung, bisweilen auch mehrere, ausgelöst. Manchmal ist die Richtung des Sprunges gerade, meist aber weicht sie bedeutend nach rechts oder links ab. Das Tier verliert dabei leicht das Gleichgewicht und kommt oft beim Herabfallen zunächst auf die rechte oder linke Seite zu liegen, richtet sich dann aber gleich wieder auf, wie es sich auch aus der Rückenlage gut zur Bauchlage umdreht.

Wenn man die Tiere in die Luft wirft, so breiten sie gewöhnlich die Flügel aus und fangen damit an zu schwirren, ohne daß dadurch aber ein Erheben des Körpers in höhere Luftschichten zustande kommt; der Fall zur Erde wird nur etwas verlangsamt.

Alle diese Erscheinungen, namentlich aber der spontan auftretende ruhelose Kreisgang (der in einem Fall 7 Tage lang ununterbrochen Tag und Nacht dauerte, von der Operation bis zum Tode), würden nun nach Bethe in der Annahme ihre Erklärung finden, daß die von der rechten Hälfte des Oberschlundganglions normalerweise vermittelte Hemmung auf der rechten Seite fortgefallen ist. Die rechten Beine, die zudem gegenüber den linken an Kraft verloren zu haben scheinen, bewegen sich dann fortwährend, während die linken Beine, noch unter der Herrschaft des linken Gehirns stehend, von dort aus gehemmt werden. Nur wenn das Tier künstlich gereizt wird, besonders wenn dies links erfolgt, wird die Hemmung vom Gehirn her aufgehoben, und die linken Beine fangen mit ihrer ganzen Kraft an zu arbeiten und drehen nun den Körper nach rechts.

Diese Erklärung scheint uns jedoch nicht ganz zutreffend; denn man könnte dann nicht verstehen, warum die Tiere, denen das Oberschlundganglion beiderseitig abgetragen wurde (wie im vorangehenden Versuch), spontan keinen derartigen ruhelosen Gang zeigen.

γ) Ausschaltung des Ober- und Unterschlundganglions (Köpfung). Die Bauchlage ist erhalten. Der Körper liegt jedoch wie bei den gehirnlosen höher als normal über dem Boden und ist oft mehr oder weniger auf die Seite geneigt. Auch der Umdrehreflex geht nicht verloren; meist bleiben jedoch die Bewegungen der Beine des auf den Rücken gelegten Tieres erfolglos. Es kann nach längerem Umherstrampeln mit den Beinen doch zur Umdrehung kommen. Die „Exaktheit“ der dazu nötigen Bewegungen steht also weit hinter der normaler und gehirnloser Tiere zurück.

Es können Lokomotionsbewegungen durch künstliche Reizung noch ausgelöst werden, es handelt sich aber nur um einige (3—4) ungeschickte Schritte, bei denen der Körper hin und her schwankt. Auf Drücken des Abdomens erfolgt ein Sprung, der niemals die Höhe des normalen Sprunges erreicht. Seine Richtung ist gerade. Die Tiere kommen dabei meist gut in Bauchlage auf den Boden herab, knicken aber öfter mit den Beinen ein, so daß der Körper auf den Boden aufschlägt. Bei starkem Reiz tritt Schwirren mit den Flügeln ein, durch das das Tier aber nicht vom Boden erhoben wird.

2. Versuche an Bienen (*Apis mellifica*).

α) Abtragung des ganzen Oberschlundganglions. Die Tiere (welche die Operation nicht länger als einen Tag überleben) liegen auf dem Bauch und sind in fortwährender spontaner Bewegung. Entweder putzen die Füße sich gegenseitig oder das Abdomen oder sie machen Gehbewegungen. Sie laufen gut, schnell und sicher, ohne umzufallen oder zu schwanken. Die Reihenfolge in der Beinsetzung ist normal. Spontan surren sie auch hin und wieder, indem sie zugleich das Abdomen strecken, wie normale Tiere, wenn sie „heulen" (Ausdruck der Bienenzüchter für eine Erscheinung, die auftritt, wenn der Bienenstock stark beunruhigt wird: der dabei entstehende Ton ist tiefer als das Summen beim Fliegen).

Durch Reize können Reflexbewegungen von allen Körperteilen (mit Ausnahme der Antennen, die gelähmt und unempfindlich sind) erzielt werden. Reizung der Mundteile löst lokale Abwehrbewegungen mit dem ersten Bein derselben Seite aus, die gereizt wird, oft auch mit den beiden ersten Beinen. Der Umdrehreflex läuft in normaler Weise ab. Bei stärkerem Reiz fangen die Tiere an, mit den Flügeln zu schwirren, ohne daß dabei aber der Körper in die Luft erhoben wird. Bei starkem Reiz wird ferner das Abdomen zur insultierten Stelle hingestreckt und mit dem Stachel gestochen.

β) Spaltung des Gehirns in zwei symmetrische Hälften. Ist die Operation gut gelungen, so zeigen die Tiere nicht die große Unruhe der gehirnlosen. Sie benehmen sich im Grunde ganz wie normale Tiere. In ihren ganz symmetrischen Bewegungen sind sie vielleicht etwas matt, was auf den durch die Operation bedingten Blutverlust zurückzuführen ist. Auch Nahrungsaufnahme ist vorhanden.

Als einzige sichere Ausfallserscheinung wurde die folgende von Bethe festgestellt. Setzt man ein so operiertes Tier zum Stock zurück, so bekümmert es sich um seine Genossen gar nicht. Die Biene kriecht auf dem Flugbrett umher, strebt aber weder zum Eingang hin, noch geht sie mit Sicherheit, vor den Eingang selbst gesetzt, hinein.

Die Tiere gehen übrigens ziemlich schnell zugrunde. Bethe konnte sie bis zu $1^1/_2$ Tage gut lebendig erhalten. Nach dieser Zeit fangen sie an, den genossenen Honig auszubrechen, und gehen dann im Lauf einiger Stunden unter zunehmender Mattigkeit zugrunde.

γ) Durchschneidung einer Schlundkommissur oder Abtragung der einen Gehirnhälfte (rechts). Die Tiere erhalten sich meist gut in Bauchlage. Sie liegen aber immer rechts höher, indem die rechten Beine im Hüftgelenk stärker flektiert sind. Der Kopf wird meist schief gehalten (indem seine rechte Seite höher liegt), doch nicht immer nach derselben Seite. Das Abdomen weicht nach links ab, woraus auf eine Schwächung des Tonus der rechten Körpermuskulatur (ähnlich wie bei *Astacus* und *Squilla*, s. p. 291) geschlossen werden kann. Der rechte Flügel ist meist der Mittellinie mehr genähert als der linke.

Die rechte Antenne ist gelähmt und unempfindlich, wenn die ganze Gehirnhälfte abgetragen wurde; dagegen muß sie Reflexe zeigen, wenn die Schlundkommissur durchschnitten wurde. (Meist zeigen auch die rechten Mundteile eine Schädigung, die aber Folge der Operation sein mag.)

Reizung der linken Antenne (sowie des linken Auges) löst Abwehrbewegungen mit dem ersten linken Bein, öfter auch mit dem rechten aus. Nach dem Aufhören des Reizes wird die Antenne meist noch einige Male durch die Klauen gezogen.

Die Beine putzen sich häufig gegenseitig. Besonders eifrig sind dabei die rechten Beine. Die Tiere richten auch oft, wie normale, das Hinterteil in die Höhe und reiben die beiden Hinterbeine aneinander. Wenn die rechten Beine nicht mit Putzen beschäftigt sind, so sind sie in fortwährenden Gehbewegungen begriffen. Dabei werden die linken Beine oft ganz ruhig gehalten und machen nur hin und wieder einen Schritt, wenn ihre Lage zum Körper durch die Fortbewegung durch die rechten Beine zu sehr verschoben wird. Die Tiere drehen sich infolgedessen in ganz kleinen Kreisen nach links. Auf Reizung und öfter auch spontan fangen auch die linken Beine an zu gehen, und die rechten beschleunigen ihr Tempo. Der Gangrhythmus ist dann gegen die Norm nicht verändert; die Kreise werden dabei bedeutend größer. Durch Reizung der linken Beine gelingt es, wie bei Heuschrecken, Ausweichen nach rechts hervorzubringen unter Aufhebung des Kreisganges nach links.

Häufig werden Fliegversuche gemacht; es kommt aber nur zum Schwirren mit den Flügeln, ohne Erhebung. Dabei fallen die Tiere leicht um.

δ) Ausschaltung des Ober- und Unterschlundganglions (Köpfung). Die Mehrzahl der Tiere vermag nicht, sich auf den Beinen zu erhalten. Sie kugeln sich zusammen, putzen die Beine, fassen nach dem Kopf, der nicht mehr an seiner Stelle ist, machen aber keine Anstalten, sich auf die Beine zu bringen oder zu gehen, wenn man sie auf die Beine setzt, sondern fallen gleich wieder um. Es gibt jedoch einige Exemplare, an denen viel mehr von den normalen Erscheinungen erhalten bleibt. Sie sind imstande, zu gehen. Der Gang ist nur langsam und ungeschickt im Vergleich zum normalen. Auf Reiz schwirren sie mit den Flügeln, ohne sich dabei in die Luft zu erheben. Der Umdrehreflex ist noch vorhanden. Läßt man sie fallen, so spreizen sie sofort die Flügel. Reizt man sie am Bauch, so umklammern sie den Gegenstand (Bleistift) mit den Beinen, ziehen ihn an sich, krümmen das Abdomen und versuchen, hineinzustechen.

Auch bei den letzteren Tieren nehmen jedoch die genannten Reflexe sehr schnell (nach $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde) ab. Sie zeigen dann das Verhalten der ersteren, weniger brauchbaren Exemplare. Sie vermögen nicht mehr, sich auf den Beinen zu halten, fallen um, versuchen wieder aufzustehen, vermögen es auch noch einige Male und fallen dann gleich wieder um, krümmen dann das Abdomen und fangen an, mit den Beinen zu putzen bis zu dem nach 3–4 Stunden eintretenden Tod.

ε) Versuche über den Sitz des Stechreflexes. Durch Abtrennung der verschiedenen Teile des Abdomens konnte Bethe nachweisen, daß der Reflexmechanismus zum Austreiben des Stachels und zu seiner Zurückziehung (nach dem Stich) in dem letzten Abdominalganglion selbst enthalten ist. Schneidet man nämlich einer Biene das letzte Abdominalsegment, in welchem der Stachel sitzt, ab, so wird auf Reizung des Segments der Stachel noch vorgetrieben und wieder zurückgezogen (vgl. übrigens die obigen Versuche Dönhoffs).

3. Versuche am Wasserkäfer (*Hydrophilus piceus*).

α) Durchschneidung beider Schlundkommissuren. Die Tiere vermögen die Operation mehrere Tage, oft mehr als eine Woche, zu überleben. Reizung der Antennen und der Augen löst nur auf diese Organe beschränkte Reflexe aus.. Die Erscheinungen des Hintertieres sind ganz dieselben, wie wenn man das Gehirn herausgenommen hat.

Von abnormen Erscheinungen sind folgende zu beobachten: Wenn das Tier liegt, ist der Körper über dem Boden erhoben (während er bei normalen Tieren in Ruhelage dem Boden aufliegt und beim Gange darüberhin schleift). Dieses Schweben des Körpers kommt durch eine besondere Haltung der Beine zustande. Erstens sind sie, namentlich das erste Paar, mehr gespreizt als normal, und dann sind die Oberschenkel im Hüftgelenk rotiert, wodurch die stärker als sonst flektierten Tibien senkrecht zu stehen kommen. Der Gang, der fast ununterbrochen ausgeführt wird, erfolgt im allgemeinen in normaler Weise. Unregelmäßigkeiten werden bisweilen, besonders gleich nach der Operation beobachtet. Die hinteren beiden Beinpaare arbeiten nicht immer ganz synchron; die Ganggabel des ersten Beinpaares klappt oft etwas nach. Die Aufeinanderfolge der Schritte ist verlangsamt, der Körper schwankt hin und her. Bei jedem Schritt wird der Körper zuerst noch mehr erhoben als in der Ruhelage, und beim Nachhintenstrecken der Beine fällt er meist auf den Boden herab, so daß das Tier bei jedem Schritt mit dem Sternum aufschlägt. Dies Aufschlagen ist am stärksten gleich nach der Operation und verschwindet meist ganz. Der Gang ist immer gerade vorwärts gerichtet. Stößt ein Tier (mit den Beinen oder den Palpen) an ein Hindernis, so weicht es aus. Kitzelt man mit einem Haar ein Bein oder eine Palpe, so weicht das Tier mit Sicherheit nach der anderen Seite aus; kneift man die Mundteile auf einer Seite, so entsteht ein sehr energischer Gang im Kreise nach der anderen Seite.

Ins Wasser geworfen, werden die Beine sofort zu Schwimmgabeln gespreizt (vgl. p. 307), und das Tier schwimmt ganz wie ein normales Individuum. Nur erfolgt das Schwimmen noch ungehemmter als das Gehen; eine Pause tritt selten ein. Die Tiere vermögen ferner, wie alle operierten, nicht unterzutauchen (was nach Bethe dadurch bewirkt wird, daß infolge des Blutverlustes das spezifische Gewicht durch Aufnahme von mehr Luft ins Tracheensystem herabgesetzt ist).

Alle untersuchten Reflexe (Abwehrreflexe, Umdrehreflex) erfolgen sonst wie beim normalen Tiere. Nur die Muskelkraft scheint mitunter etwas verloren zu haben.

β) Spaltung des Oberschlundganglions in der Mittellinie. Die Tiere zeigen auffallend wenig Veränderungen. Sie bewegen sich nicht unausgesetzt wie gehirnlose, sondern sind eher etwas träger als normale.

Die auffallendste Ausfallserscheinung ist, daß die Richtung ihres Ganges durch Lichtreize nicht mehr beeinflußt wird. Sie lassen sich ebenso unter einer Glasplatte nieder wie unter einem dunklen Deckel; sie laufen nach der Richtung, in der der Körper gerade eingestellt ist, und wenden sich nie vom Licht ab (wie es dagegen die normalen tun (vgl. oben p. 308). Trotzdem werden durch die Augen noch Photoreflexe vermittelt. Beschattet man bei ausgestreckten Antennen das Tier plötzlich (unter Vermeidung eines Luftzuges), so werden die

Antennen immer eingezogen. Ist das Tier im Gehen begriffen, so hört es bei plötzlicher Beschattung oder Belichtung auf zu gehen (wie normale).

Eine ähnliche Ausfallserscheinung wurde später, wie schon oben (p. 291) erwähnt, von Holmes (46) an anderen Insekten nach der gleichen Operation beobachtet.

γ) Durchschneidung der rechten Schlundkommissur oder Abtragung der rechten Gehirnhälfte. Die Erscheinungen sind etwas verschieden für die beiden Operationen. Nach der Durchschneidung der rechten Schlundkommissur bleibt die rechte Antenne zunächst eingezogen, während die linke sehr bald hervorkommt. Nach einigen Stunden kommt auch die rechte hervor, wird aber zunächst still gezogen und zeigt gegen links etwas herabgesetzte Erregbarkeit. Am besten prüft man sie durch Anblasen, da alle Berührungsreize zu stark sind. Bei einem Luftzug, auf den die linke Antenne gleich zurückgezogen wird, bleibt die rechte noch unbewegt. Nach 2—3 Tagen beginnt die rechte Antenne wieder zu spielen wie die linke, doch nicht mit ihr gleichartig. Außerdem steht sie in Ruhelage nicht, wie die linke, im rechten Winkel, nach vorn gebogen, sondern gerade schräg nach vorn gestreckt. Jetzt zeigt sie ferner eine bei weitem höhere Reflexerregbarkeit als die linke. Bei dem geringsten Anblasen, auf das die linke noch gar nicht reagiert, wird sie eingezogen. Bläst man stärker, so daß beide eingezogen werden, dann dauert es länger, bis die rechte Antenne wieder vorgestreckt wird, als die linke. Da sie auch gegen Erschütterung sehr empfindlich ist, läßt sich die nervöse Erregungsleitung vom Hintertier zum Vordertier schwer prüfen.

Reizt man die linke Antenne, so wird gut lokal mit dem linken ersten Bein abgewehrt; das rechte erste beteiligt sich dabei gleich oder etwas später. Kneift man die rechte Antenne, so entsteht Unruhe im Hintertier (die gekreuzte Antenne wird natürlich eingezogen), aber häufig weiter nichts. In anderen Fällen stemmt sich das erste rechte Bein an die Pinzette an, aber immer nur das rechte. Letztere Erscheinung könnte die Vermutung nahelegen, daß außer der rechten Schlundkommissur noch eine weitere nervöse Verbindung durch die linke Kommissur mit dem Bauchmark besteht, welche mit Lokalzeichen versehene Erregungen leiten würde. Diese Annahme wird jedoch durch folgende Beobachtung an Tieren, denen die Gehirnhälfte abgetragen wurde, widerlegt oder wenigstens im höchsten Grade unwahrscheinlich gemacht.

Kneift man nämlich bei einem solchen Tier, wo also auch der N. antennarius durchschnitten ist, die rechte Antenne, so tritt nie Unruhe ein, aber nicht selten kommt es vor, besonders wenn das Tier auf dem Rücken liegt, daß das erste rechte Bein nach der Pinzette greift und abwehrt. Dasselbe tritt aber auch ein, wenn man gar nicht die Antenne berührt, sondern nur die Pinzette neben sie hält. Das auch in Ruhelage beständig herumtappende Bein tritt also durch Zufall auf die Pinzette und stemmt sich nur gegen sie an. Es ist eben nur immer das rechte erste Bein, nie das linke, da dieses immer links von der Sagittalebene bleibt; bei dem Abwehrreflex beteiligen sich aber immer beide ersten Beine. Daß dies so ist, daß nämlich bei Reizung der rechten Antenne von Tieren mit rechts durchschnittener Kommissur das manchmal beobachtete Hingreifen mit dem rechten

ersten Bein auf Zufall beruht, wird durch folgenden Versuch weiter bewiesen. Wenn man Beinreflexe durch andere Reize auslöst, indem man z. B. mit einem Finger auf das Sternum drückt, so kann man die rechte Antenne zu gleicher Zeit beliebig stark kneifen, ohne daß ein Hingreifen mit dem ersten rechten Bein stattfindet. Reizt man dagegen die linke Antenne, so fahren sogleich die ersten beiden Beine vom Finger fort nach der Antenne hin.

Nach beiden Operationen liegen die Tiere rechts immer höher, indem rechts dieselbe Drehung und Steilstellung der Beine erfolgt wie bei Tieren ohne Gehirn, die linken Beine aber normal gehalten werden. Gewöhnlich schwächt sich diese Schieflagerung nach einigen Tagen merklich ab.

Der Gang der Tiere, denen die rechte Schlundkommissur durchschnitten ist, ist gleich nach der Operation sehr verschieden. Bei genauerer Untersuchung wird folgendes gefunden: Die rechten Beine sind viel schwächer als die linken (im Gegensatz zu der Angabe Faivres, daß die linken geschwächt sind), wie man sich leicht dadurch überzeugen kann, daß man ein linkes Bein festhält und nun die beiden anderen dagegen anstemmen läßt, und danach ein rechtes; man fühlt sofort, daß das Anstemmen im letzteren Fall schwächer ist.

Wird ein Tier einen oder mehrere Tage nach der Operation sich selbst überlassen, so liegt es fast nie still, sondern die rechten Beine werden unaufhörlich bewegt. Oft sind diese Bewegungen so schwach, daß eine Ortsveränderung dadurch nicht hervorgebracht wird (ebenso auch oft im Wasser). Andere Male sind sie aber wieder stärker und drehen nun den Körper nach links herum. Dabei machen die linken Beine hin und wieder eine Mitbewegung, bewegen sich auch oft ganz im Takt mit, aber mit ganz kleinen Exkursionen (besonders das dritte Bein). Durch schwache Reize (besonders auf der rechten Körperseite) werden die Bewegungen etwas reger, aber es findet meist immer noch Kreisgang nach links statt. Wird das Tier aber irgendwo am Körper stärker gereizt, so fangen die linken Beine an, stärker zu gehen, auch die rechten werden schneller und arbeiten im Takt mit den linken unter Bildung von Ganggabeln, und das Tier bewegt sich in großen Kreisen rechts herum. Oft sieht man übrigens die Tiere auch spontan zu Geradegang oder Gang nach rechts im Kreise übergehen. Stößt ein Tier beim Geradegehen mit der Mitte des Kopfes an ein Hindernis, so biegt es fast immer nach rechts aus. Ganz ähnlich ist es beim Schwimmen. [Dieselbe Erscheinung hatte schon übrigens A. Binet (11) an einer Raupe beobachtet.]

Bei Tieren, denen die ganze rechte Gehirnhälfte herausgenommen wurde, tritt zuerst die Rotation nach der linken Seite regelmäßiger auf als nach Durchschneidung der rechten Kommissur. Schon nach wenigen Stunden kommt es aber zu einem Ausgleich, so daß sich die Tiere dann nicht mehr von den anderen unterscheiden.

Der Umdrehreflex ist erhalten; die linken Beine zeigen sich dabei jedoch geschickter als die rechten. Ebenso wird auch die Abwehr besser mit den linken Beinen besorgt, wenn man das Tier, mit Daumen und Zeigefinger quer über die Flügeldecken greifend, hochhebt.

δ) Ausschaltung des Gehirns und Unterschlundganglions (Köpfung). Der Umdrehreflex erlischt nicht. Zwar kommt eine Umdrehung von der Rückenlage zur Bauchlage nie mehr zustande, aber die dazu nötigen Bewegungen werden doch ausgeführt (im Gegensatz zu

Faivres Angabe). Sowie man das Tier auf den Rücken gelegt hat, werden die Beine dorsalwärts bewegt, auf den Boden gelegt und beginnen dort nach einem Stützpunkt zu suchen. Das letzte Beinpaar erreicht den Boden oft gar nicht, sondern strampelt, nach dem Boden geneigt, in der Luft herum. Haken sie in eine Ritze des Bodens, so hebeln sie den Körper etwas auf die Seite, fallen aber immer wieder zur Rückenlage zurück. Nach einiger Zeit hören die Umdrehbewegungen auf, und die Beine beginnen dann unaufhörlich, sich gegenseitig zu putzen und das Abdomen zu scheuern oder sich unter Bildung von Ganggabeln im richtigen Gehrhythmus zu bewegen. Auf irgendeinen Reiz hin werden die Beine wieder auf den Boden gesetzt und machen für einige Zeit Umdrehbewegungen. Bei dem gegenseitigen Putzen der beiden hinteren Beinpaare kommt meist die Bildung von Gabeln zustande. Das rechte Bein wird vorgestreckt, wenn das linke zurückgeht, und umgekehrt in regelmäßiger Folge.

Auf den Bauch gelegt, ist der Körper in den ersten Stunden nach der Operation etwas gehoben. Später liegt er dem Boden auf, bald nach rechts, bald nach links geneigt, gewöhnlich putzen die Beine auch in dieser Stellung unaufhörlich. Reizt man das Tier aber auch nur leise, so werden die Beine, die beim Putzen hochgehoben waren, sofort auf den Boden gesetzt, und das Tier kriecht nur sehr langsam und ungeschickt und häufig mit unregelmäßiger Beinsetzung, aber oft mit guter Bildung von Ganggabeln, vorwärts. Es ist unzweifelhaft, daß die Gangkoordination nicht verloren gegangen, sondern nur gestört ist. Liegt das Tier auf der Seite, so passiert es bisweilen, daß die Beine der hochliegenden Seite nur hin und wieder den Boden berühren, sonst aber in der Luft die Gangbewegungen mitmachen, während die Beine der anderen Seite fortgesetzt den Boden berühren, wodurch eine Kreisbewegung nach der hochliegenden Seite resultiert.

Im Wasser werden die Beine gespreizt, sowie die Füße den Boden verlieren. Es treten dann unter Bildung guter Schwimmgabeln Schwimmbewegungen ein, welche das Tier aber nur wenig vorwärts bringen. Das erste Beinpaar wird dabei nicht angezogen, sondern strampelt im Wasser umher. Nach einiger Zeit hören die Schwimmbewegungen auf, und die Putzarbeit wird wieder aufgenommen. Auf Reiz beginnt wieder das Schwimmen.

ε) Durchschneidung beider Längskommissuren zwischen dem Prothorakalganglion und Mesothorakalganglion.

Auf den Rücken gelegt, werden die beiden von der Operation geschonten hinteren Beinpaare nach hinten auf den Boden gesetzt und stemmen in Ritzen ein, ohne aber die Umdrehung bewerkstelligen zu können. Nach kurzer Zeit hören sie damit auf und fangen an, mit der Gleichmäßigkeit einer Maschine zu putzen. Ein leiser Kitzel der Flügeldecken von unten her genügt, um die Putzbewegungen zu unterbrechen und den Umdrehreflex wieder auszulösen. Dieselbe Wirkung hat die Verschiebung des Körpers auf der Unterlage. Der Umdrehreflex ist also unzweifelhaft ein Tangoreflex, der durch Berührung der Flügeldecken bei gleichzeitigem Inderluftschweben der Beine ausgelöst wird, denn er wird sofort gehemmt, wenn man einen Gegenstand (Glasscheibe) auf die nach oben gerichtete Bauchseite legt. Die Beine legen sich dann gleich an die Glasscheibe an und machen Gehbewegungen. In Bauchlage wird meist geputzt. Reizt man aber ein

Bein, so tritt sofort Gang ein — sehr langsam und mit kleinen Schritten — aber häufig mit guten Ganggabeln. Vorsichtig ins Wasser gebracht, tritt immer beim Verlieren der Berührung mit dem festen Boden der Schwimmreflex (Ausbreitung der Beine) ein. Auch Schwimmbewegungen werden beobachtet mit guter Schwimmgabelbildung, meist aber nur mit dem dritten Beinpaar. Die Schwimmbewegungen gehen bald in Putzbewegungen über.

Es ist danach weder das Unterschlundganglion noch das Prothorakalganglion der Sitz des Umdrehreflexes, der Gang- und der Schwimmkoordination, wie FAIVRE behauptet; diese Reflexe sind vielmehr in jedem Thorakalganglion für das entsprechende Segment lokalisiert.

(Auch bei einer *Staphylinus*-Art sah BETHE ganz gute Vorwärtsbewegung mit richtiger, aber langsamer Beinsetzung nach Abschneiden des Kopfes. Auch in der Beinhaltung und Beinsetzung waren dieselben Veränderungen zu beobachten wie beim *Hydrophilus*. Die Fülle der erhaltenen komplizierten Reflexe war jedoch erstaunlich. Die Tiere breiten die Flügel aus, schwirren mit denselben, ohne aber den Körper in die Luft erheben zu können, und falten sie wieder zusammen, wobei das Abdomen sich hochkrümmt und die Flügel unter die Elytren schiebt. Die Beine putzen sich gegenseitig und das Abdomen. Dann werden die Flügel wieder vorgestreckt; der eine kommt nicht glatt heraus, und ein Bein langt nach oben, um ihn auszubreiten, und dann werden auch die Flügel in höchst geschickter und komplizierter Weise mit den Beinen geputzt usw.)

ζ) Durchschneidung einer Kommissur (der rechten) zwischen dem Unterschlundganglion und dem Prothorakalganglion. Keine Veränderung ist in den Reflexen der Kopforgane zu bemerken. Die Aenderungen treten nur in den Reaktionen der rechten Beine ein. Kneift man die linke Antenne (oder Palpe oder die linke Hälfte der Unterlippe) auch nur leise, so entsteht eine allgemeine Bewegung der Extremitäten beider Seiten, und das erste linke Bein, gewöhnlich auch das erste rechte, wehren energisch und lokal ab. Reizt man dieselben Organe rechts, so findet (erst bei ziemlich kräftigem Reiz) eine allgemeine Bewegung in den Extremitäten statt, das erste rechte Bein greift auch öfter nach vorn, aber eine lokale Abwehr findet nicht statt. Es werden also auch bei diesem Tier durch eine Längskommissur zwischen den Mundganglien und dem ersten Schreitbeinganglion die Erregungen der Reize, welche auf derselben Seite des Vordertieres appliziert werden, ungeschwächt und mit Lokalzeichen auf beide Seiten des Hintertieres übertragen; Erregungen von Reizen, welche auf der anderen Seite am Vordertier appliziert werden, werden aber nur abgeschwächt und ohne Lokalzeichen auf das Hintertier durch die Kommissur übergeleitet.

Die Beine der rechten Seite zeigen sich, nach dem Gefühl zu urteilen, viel schwächer als die der linken Seite. Ihre Exkursionen sind ferner bedeutend geringer und ihre Bewegungen ungeschickt; sie verfehlen nicht selten ihr Ziel.

Die Tiere liegen meist horizontal oder bald etwas nach rechts oder links geneigt.

Die rechten Beine führen ununterbrochene Gehbewegungen aus, wenn sie mit Putzen nicht beschäftigt sind. An den Putz- und Gangbewegungen, welche langsam, aber im Takt und mit sehr geringen

Exkursionen stattfinden, beteiligen sich die linken Beine fast gar nicht. Infolgedessen dreht sich das Tier in sehr kleinen Kreisen nach links herum. Die linken Beine machen nur hin und wieder eine Mitbewegung. Bei einem schwachen Reiz des Hintertieres wird die Bewegung der rechten Beine etwas lebhafter ohne Aenderung der Bewegung der linken Beine. Bei Anbringen eines stärkeren Reizes auf irgendeinem Punkt des Körpers beginnen die linken Beine lebhaft auszuschreiten, auch die rechten werden schneller, und nun dreht sich das Tier nach rechts herum infolge der größeren und kräftigeren Bewegungen der linken Beine. Allmählich wird dann die Energie der linken Beine geringer, der Gang wird gerade, und schießlich, indem die Schritte auf der linken Seite allmählich aufhören, tritt der vorherige Kreisgang nach links wieder ein. Dieses Verhalten ist dem der Tiere mit rechts durchschnittener Schlundkommissur sehr ähnlich, ist aber darin verschieden, daß es mit viel größerer Sicherheit eintritt, und daß die Kreise nach links und besonders nach rechts in diesem Fall kleiner sind. Der Kreisgang nach rechts tritt auch dann auf, wenn man die rechte Körperseite reizt, wobei bei normalen Tieren immer links Ausbiegen erfolgt; es zeigt sich daran deutlich, daß der Rechtsgang eben nur infolge der Prävalenz der linken Muskulatur zustande kommt. Ganz ebenso verlaufen die Schwimmbewegungen.

η) Bethe untersuchte ferner, wie ein Tier, dem die eine Gehirnhälfte herausgenommen ist, mit den Beinen jeder Seite geht. Hierzu amputierte er die Beine der einen bezw. der anderen Seite. Ein normales Tier, dem die Beine z. B. der linken Seite abgeschnitten wurden, führt zwei verschiedene Gangarten aus. Entweder streckt es die rechten Beine nacheinander nach rechts aus und zieht den Körper an, so daß es sich also ziemlich parallel seiner Achse nach rechts fortzieht, oder es setzt die Beine etwa wie ein normales Tier vorwärts und bewegt dadurch den Körper in Kreisen nach links herum. Dazwischen kommen Uebergänge vor, so daß sich das Tier also nach rechts seitwärts verschiebt mit gleichzeitiger Drehung nach links. Bei einem Tier, dem die linke Gehirnhälfte fortgenommen ist, braucht man die Fortnahme der rechten Beine eigentlich gar nicht erst vorzunehmen, da es, wie oben erwähnt, oft genug vorkommt, daß nur die linken Beine Gangbewegungen machen und daß dann eine Drehung nach rechts erfolgt. Amputiert man die rechten Beine, so erhält man dasselbe Resultat. Werden bei einem anderen solchen Tiere dagegen die linken Beine amputiert, so ist das Ergebnis durchaus verschieden. Es geht, entweder die Beine nach rechts vorstreckend und den Körper anziehend, mit paralleler Körperverschiebung nach rechts oder es schreitet vorwärts und dreht dabei nach links. Gewöhnlich geht es aber gemischt. Es verhält sich also fast wie ein normales Tier mit links amputierten Beinen.

Bethe (6) faßt die von ihm über die Funktionen des Zentralnervensystems der verschiedenen Arthropoden erzielten Ergebnisse folgendermaßen zusammen.

1) Das Gehirn (Oberschlundganglion) ist in erster Linie als ein reflexhemmendes Organ anzusehen, von welchem außerdem ein Tonus auf die Muskulatur des ganzen Körpers ausgeübt wird. Daneben ist es Zentralorgan für die von ihm direkt innervierten Körperteile (Antennen etc.). Es ist nicht der Sitz der komplizierteren Reflexe (Kompensationsbewegungen der Augen, Geh-, Schwimmbewegungen,

Umdrehen, Nahrungsaufnahme, Kopulation, Putzbewegungen etc.), die von den sämtlichen übrigen Körperteilen ausgeführt werden. Alle diese Bewegungen werden nach Ausschaltung des Oberschlundganglions nur insofern geändert, als der Tonus der Muskeln ein anderer ist als bei normalen Tieren. Diese Tonusveränderung beruht einmal in einer allgemeinen Herabsetzung der Muskelkraft, dann aber auch in einem Ueberwiegen bestimmter Muskelgruppen, meistenteils der Flexoren über die Extensoren. Jede Hälfte des Gehirns übt die Tonuserregung nur oder vorzugsweise auf die gleichseitige Körperhälte aus. Auch die Hemmung erstreckt sich nur auf die gleichseitige Körperhälfte. Der Kreisgang nach der gesunden Seite, welcher bei manchen Tieren immer (*Pachytylus*, *Apis*), bei anderen nur manchmal (*Astacus*, *Squilla*, *Dytiscus*) nach Ausschaltung einer Gehirnhälfte auftritt, ist lediglich auf die Ungehemmtheit der operierten Körperseite zurückzuführen. Es ist keine Zwangsbewegung, wie FAIVRE und STEINER annehmen, beruht nicht auf einem im Gehirn gelegenen Direktionszentrum (FAIVRE) oder allgemeinen Bewegungszentrum (STEINER), da nach Aufhebung der Hemmung der gesunden Seite durch angebrachte Reize, aber auch spontan bei allen Versuchstieren gerader Gang und Kreisgang nach der operierten Seite eintritt. (Die einzige Ausnahme bilden die Brachyuren [*Carcinus*], indem hier wirklich der Kreisgang nach links oder rechts mit Achsendrehung nach der gesunden Seite eine Zwangsbewegung ist).

2) Nach Längsspaltung des Gehirns fällt bei den Tieren, welche dem dunkleren Orte zustreben, diese Neigung fort.

3) Die Mundganglien (Unterschlundganglion) sind bei keinem der untersuchten Arthropoden Sitz aller Bewegungskorrelationen. Bei *Astacus* und *Carcinus* spielen sie die größte Rolle; hier fällt nach ihrer Ausschaltung der Gang, die Erhaltung des Körpers auf den Beinen und der Umdrehreflex ganz fort. Es tritt aber keine Lähmung in irgendeinem Gliede des Hintertieres ein, und andere komplizierte Reflexe, wie der Fütterreflex (*Astacus*), der Putzreflex und Abwehrreflex (*Astacus* und *Carcinus*), bleiben erhalten. Geringer ist der Effekt der Ausschaltung der Mundganglien bei *Squilla*, *Pachytylus*, *Apis* und *Hydrophilus*. Bei *Squilla* bleibt der Gang erhalten, der Umdrehreflex scheint aber zu verschwinden. Bei den drei anderen ist der Gang und der Umdrehreflex, bei *Pachytylus* und *Apis* auch der Fliegereflex, bei *Hydrophilus* der Schwimmreflex und bei *Pachytylus* der Sprungreflex, also sozusagen alles, was das Hintertier auszuführen imstande ist, erhalten, nur zeigt sich hier überall eine gewisse Ungeschicklichkeit und Kraftlosigkeit.

4) Die Selbständigkeit der einzelnen Thorakalganglien, welche kaudal von den Mundganglien gelegen sind, scheint bei verschiedenen Tieren nicht gleichgroß zu sein. Bei *Hydrophilus* sind z. B. die drei Thorakalganglien gleichgeordnete Zentralorgane, und in jedem sind alle Qualitäten für das betreffende Segment enthalten (Putzreflex, Umdrehreflex, Schwimmen und Gang). Bei *Astacus* dagegen zeigt sich, wenn man die Bauchstrangkette hinter dem ersten Beinganglion durchschneidet, eine weitere Einbuße an Qualitäten als nach Durchschneidung hinter den Mundganglien. Es fallen nicht nur die Gangbewegungen fort, sondern auch die Fütterbewegungen.

5) Die motorischen Elemente für jede Körperhälfte liegen in den gleichseitigen Hälften der Ganglien, oder wenigstens erfährt die Lei-

tung der motorischen Erregung keines Muskels eine totale Kreuzung in den Ganglien.

6) Die Einflüsse, welche das Gehirn oder irgendein weiter vorn gelegener Abschnitt des Zentralnervensystems auf die weiter nach hinten gelegenen Teile ausübt, werden durch das ganze Bauchmark einseitig fortgeleitet.

7) Eine Reizerregung wird vom Gehirn auf das Bauchmark mit Lokalzeichen, d. h. so, daß eine lokal gerichtete Reaktion erfolgt, nur durch die Schlundkommissur der Reizseite fortgeleitet.

8) Die queren Kommissuren des Gehirns sind imstande, Reizerregungen ohne Lokalzeichen auf die Längskommissur der anderen Seite und so zum Bauchmark fortzuleiten. Der Reiz muß hierzu aber groß sein.

9) Aus den Versuchen an *Astacus*, deren Resultate sehr wohl verallgemeinert werden können (da sie zum Teil durch die Versuche an *Carcinus* und *Hydrophilus* bestätigt werden), geht über die Leitung von Reizerregungen in den Kommissuren folgendes hervor:

a) Eine Reizerregung mit Lokalzeichen wird durch das ganze Bauchmark rein einseitig fortgeleitet, d. h. nur durch die Längskommissuren der Seite, auf der der Reiz angebracht wird.

b) Die Querkommissuren eines jeden Ganglions sind der einzige Weg, auf dem eine Reizerregung (mit Abgabe eines Lokalzeichens) von der Reizseite auf die andere übertragen werden kann.

Von den übrigen älteren und neueren hierhergehörigen Untersuchungen sind folgende zu erwähnen:

Nach Patrizi (62) beträgt die nach dem Mareyschen Verfahren ermittelte Fortpflanzungsgeschwindigkeit der bei Reflexen der Seidenraupe zustande kommenden Nervenerregung (sogenannte Reflexzeit) etwa 1,60 m pro Sekunde.

Vor Bethe hatte schon A. Binet (11) eine eingehende anatomische und physiologische Untersuchung über das Nervensystem der Insekten, hauptsächlich von *Dytiscus marginalis* ausgeführt. Nach einer sorgfältigen Analyse der normalen Gehbewegungen erörtert Binet die Frage nach dem Mechanismus der Entstehung der sowohl auf der Erde wie im Wasser nach der gesunden Seite gerichteten Kreisbewegungen, die er auf einseitige durch Einstechen mittels einer Nadel (sogenannte Piqûre) bewirkte Läsion des Oberschlundganglions folgen sah. Dabei kommt er zu der Annahme, daß diese Kreisbewegungen (von denen er verschiedene Arten unterscheidet) immer auf einer ungleichen Erregung der Beine der beiden Körperseiten beruhen. Aus seinen Versuchen mit partieller Zerstörung der Ganglien der Bauchkette folgert er ferner, daß der ventrale Ganglienlappen sensibel, der dorsale dagegen motorisch ist.

Nach Pompilian (67) zeigen geköpfte Individuen von *Dytiscus marginalis* spontane rhythmische Bewegungen (von 2 bis 14 pro Minute) ihrer Beine. Auf jede dieser, einer „automatischen" Tätigkeit der Thorakalganglien zugeschriebenen Beinbewegungen folgt eine kurze Zeit, während welcher die direkte künstliche faradische Reizung der Thorakalganglien eine sehr schwache Kontraktion der Beine erzeugt, was von Pompilian als „Refraktärstadium" gedeutet wird. Unter anderen Umständen, d. h. am Beginn einer spontanen Bewegung hat

die künstliche Reizung eine Hemmung zur Folge. Die höheren Kopfzentren würden eben beim unversehrten Tiere eine derartige Hemmungswirkung auf die rhythmischen Beinbewegungen entfalten.

O. Polimanti (66) fand an der Seidenraupe, daß nach Abtrennung der ersten Kopfsegmente die hinter dem Schnitt gelegenen Körperteile jegliche Lokomotionsfähigkeit (Geh- oder Kriechbewegungen) einbüßen, obwohl sie sonst eine erhöhte Reflexerregbarkeit aufweisen. Auch der normale Tonus des Hautmuskelschlauches scheint sowohl von den Kopfganglien wie von dem Bauchstrang beeinflußt zu sein.

An Libellen fand v. Uexküll (77), daß sie nach Köpfung durch Reize wohl zum Fliegen, dagegen nicht zum Gehen veranlaßt werden können, weil sie sich an jeder Unterlage mit ihren Füßen fest anklammern. „Es ist demnach das Libellenhirn insoweit am Gang beteiligt, als es den Klammerreflex hemmt und dadurch das Gehen ermöglicht". (Bei geköpften Libellen soll es nach v. Uexküll unter Anwendung geeigneter Methode gelingen, sein „Dehnungsgesetz [vgl. d. Handb., p. 176] an den Beinbewegungen zu bestätigen.)

Ein weiterer Reflex (der „Gesamtreflex") kann ferner an geköpften Libellen ausgelöst werden. Man umschlingt den Schaft eines Flügels einer derartig operierten Libelle mit einem dünnen Faden, der mit dem anderen Ende an einem Stativ befestigt wird. Darauf gibt man den Füßen einen leichten Gegenstand, z. B. ein Papierkügelchen, zu tragen. Wie bereits mitgeteilt, klammern sich die Füße der geköpften Libelle überall an. So trägt die Libelle, wenn sie (wie angegeben) frei in der Luft hängt, mit den Füßen jeden leichten Gegenstand und verharrt dabei in vollkommener Ruhe. Jetzt faßt man das letzte Abdominalglied zwischen Daumen und Zeigefinger und übt einen leichten Druck aus — sofort tritt der dreifache Reflex ein: 1) das Abdomen krümmt sich ventralwärts, 2) die Beine strecken sich und lassen ihre Last fallen, 3) die Flügel schlagen schnell. Durch das Krümmen des Hinterleibes nähern sich die Füße dem Finger des Experimentators, den sie, sobald der Druck nachläßt, ebenso umklammern wie vorher das Papierkügelchen. Läßt man dann das Abdomen los, so streckt es sich wieder, und das Tier sitzt jetzt ruhig auf dem Finger des Experimentators. Die drei Reflexe, die den Gesamtreflex ausmachen, sind streng an die Dauer des Reizes gebunden. Sie hören gleichzeitig mit dem Aufhören des Druckes auf.

Was die biologische Bedeutung des Gesamtreflexes betrifft, so ist er im wesentlichen ein Fluchtreflex. Auf Reizung des Abdomens lassen die Füße ihre Unterlage los, und die Flügel tragen das bedrohte Tier hinweg.

Beim normalen Tiere, d. h. bei nicht geköpften Libellen, läuft der Reflex etwas anders ab. Das Abdomen krümmt sich zwar dann ein wenig, die Füße lassen die Last fallen, und die Flügel beginnen zu schlagen. Aber das Aufhören des Druckes am Hinterleib hebt nicht mehr die Reflexe auf, denn die Flügel schlagen noch eine geraume Zeit weiter nach Beendigung des Reizes. Ferner setzt sich eine in ihren Bewegungen nicht gehemmte normale Libelle niemals auf die Hand des Experimentators, wie es die geköpfte tut, sondern fliegt immer davon, wobei sie den Hinterleib streckt und die Beine anzieht.

Dieser Befund deckt sich andererseits mit den Ergebnissen der elektrischen Reizung. Reizt man die Thorakalganglien mit Induktions-

schlägen, so tritt mit der Reizung der Flügelschlag ein und hört mit ihr wieder auf. Reizt man dagegen das Oberschlundganglion, so tritt der Flügelschlag auch gleichzeitig mit der Reizung ein, überdauert sie aber oft um mehrere Minuten.

W. Schleip (72) untersuchte an *Dixippus morosus* die Folgen, welche Zerstörung des Gehirns durch Einstechen mit einer Nadel von oben in die Kopfhöhle und nachfolgende Bewegung der Nadel oder eines Häkchens herbeiführt. Unmittelbar nach dem Eingriff machen die Tiere krampfhafte, zuckende Bewegungen mit dem Abdomen, indem sie dasselbe dorsalwärts krümmen, auch zitternde Bewegungen mit allen Beinen. Darauf schreiten sie eilig vorwärts und kommen schwer wieder zur Ruhe. Sie können zwar noch die Mundteile bewegen, aber die meisten nehmen keine Nahrung auf. Aber trotztem blieben sie eine Woche und länger am Leben und zeigten während dieser Zeit stets das gleiche Verhalten: Sie können nun durch eine Berührung niemals zur Annahme der Schutzstellung veranlaßt werden, während das bei normalen Tieren sehr häufig gelingt (vgl. p. 311). Kommen sie in Bewegung, so laufen sie sehr lang. Auch Kreisbewegungen traten oft zutage. Die Schaukelbewegung wurde zeitweise von allen noch ausgeführt, manchmal sogar in gesteigertem Grade. Auf Beleuchtung oder Verdunkelung zeigten sie nicht mehr die bei den normalen Individuen so ausgesprochenen Reaktionen. Sie zeigten weder am Tage noch in der Nacht jemals die Schutzstellung. Wurden sie nach vorausgegangenem Aufenthalt im Dunkeln stark beleuchtet, so änderten sie dadurch ihr Verhalten nicht, sie verharrten entweder in Ruhestellung oder marschierten weiter, wenn sie schon vorher in Bewegung waren. Kamen sie aus dem Hellen ins Dunkle, so reagierten sie darauf ebensowenig.

Tiere, denen das Bauchmark einmal zwischen zwei Beinpaaren durchgeschnitten wurde, zeigten anfangs eine Lähmung der hinter der Schnittfläche gelegenen Beine, wodurch neben dem Laufen und Klettern auch die Annahme der Schutzstellung zerstört war. Viele derselben unterschieden sich aber später nicht mehr von normalen Tieren.

Die neuerdings von J. Matula (57) an den im Wasser lebenden Larven der großen Libellenart *Aeschna* ausgeführten Untersuchungen beziehen sich vor allem auf die zentrale Innervation der in den Abdomensegmenten sich abspielenden Atembewegungen. Er fand, daß die Atemzentren, in den Abdominalganglien gelegen, durch periphere Reizerregungen (wahrscheinlich von Sinnesorganen des letzten Körpersegmentes vermittelt) reflektorisch in Tätigkeit gesetzt werden. Die Frequenz der Atembewegungen wird jedoch durch die Kopfganglien und das erste Thorakalganglion geregelt, indem a) Abtragung der Kopfganglien (Köpfung) eine dauernde Erhöhung der Atemfrequenz bewirkt; b) Abtragung des ersten Thorakalganglions dagegen eine Abnahme der Atemfrequenz erzeugt; c) Abschneiden des ersten Beinpaares beim dekapitierten Tiere eine dauernde Erniedrigung der Atemfrequenz zur Folge hat; d) die vorübergehende Erhöhung der Atemfrequenz, welche bei künstlicher Reizung des Gesamttieres beobachtet wird, nur bei vorhandenem ersten Thorakalganglion eintritt; e) der Ausgangszustand nach dieser Erhöhung beim unversehrten Tiere bedeutend schneller wieder erreicht wird als beim dekapitierten. Die bei Sauerstoffmangel entstehende Erhöhung der

Atemfrequenz tritt ebenfalls nur beim unversehrten, d. h. noch das Cerebralganglion besitzenden Tier auf.

Die Abtragung des Cerebralganglions hat ferner eine Abnahme des Tonus der Körper- und Beinmuskeln, sowie eine Erhöhung der Reflexerregbarkeit der übrigen Zentren zur Folge.

Ferner untersuchte MATULA das Verhalten von isolierten Beinsegmenten, die nur mit ihren einzelnen entsprechenden Ganglien der Bauchkette nach in nervöser Verbindung standen. Werden dann die Beine der Wirkung künstlicher (schädlicher) Reize ausgesetzt, so kontrahieren sich immer die gedehnten Muskeln (Erregungsgesetz von v. UEXKÜLL, vgl. p. 176). Werden die gedehnten Muskeln aber durch äußere Umstände künstlich „verhindert, sich zu kontrahieren, so fließt die Erregung zu anderen Muskeln".

Bei solchen Präparaten von Beinpaaren, die nur von ihrem Ganglion innerviert werden, treten mitunter in beiden Beinen spontane, regelmäßig alternierende Bewegungen auf (vgl. obige Beobachtungen POMPILIANS); mitunter zeigt nur ein Bein diese Bewegung; wird im ersten Falle ein Bein an seiner Bewegung verhindert, so wird die Frequenz des anderen Beines um das Doppelte erhöht; wird im zweiten Falle das sich bewegende Bein gefesselt, so beginnt sich das ruhende zu bewegen, und zwar mit der Frequenz, die vorher das andere Bein aufwies.

Alle diese Erscheinungen werden nun nach v. UEXKÜLLS und H. JORDANS Gesetzen der „Statik und Dynamik der Nervenenergie" gedeutet, deren Unhaltbarkeit wir aber schon oben kennen gelernt haben (vgl. p. 175f.).

Von den übrigen Versuchsergebnissen MATULAS sei noch erwähnt, daß er die bekannte Reaktion der Krebschere an seinem Objekt bestätigen konnte, indem auch er fand, daß bei künstlicher Reizung des zu einem Bein abgehenden Nerven bei schwacher Reizung die Strecker, bei starker Reizung die Beuger erregt werden.

Ueber die chemischen Bedingungen der Funktionen des Nervensystems der Insekten liegt eine Angabe von A. SCHWARTZ (73) vor, welcher Versuche an *Carabus auratus* (und *Limnaea stagnalis*) über die Veränderungen der Reflexerregbarkeit bei Sauerstoffmangel und Sauerstoffüberfluß anstellte. Er fand, daß auch bei den Insekten wesentlich dieselben Erscheinungen auftreten wie bei den übrigen Tieren, indem nämlich auf *Carabus auratus* Sauerstoffmangel in hohem Maße erregbarkeitssteigernd und sogar krampfauslösend, Sauerstoffüberfluß dagegen (allerdings nur bei freigelegtem Zentralnervensystem) deutlich deprimierend wirkt.

c) Die Frage nach den „psychischen" Tätigkeiten der Insekten.

Von verschiedenen Forschern ist vielfach die Frage aufgeworfen worden, ob die mitunter recht komplizierten und wunderbaren Leistungen und Handlungen der Insekten in ihrem individuellen wie sozialen Leben, namentlich die der Ameisen und Bienen, auf Grund reflektorischer Vorgänge allein erklärbar sind oder aber dazu zwingen, außerdem noch psychische Tätigkeiten anzunehmen. Auf der einen Seite finden wir unter anderen BETHE (7), der den Insekten jedwede psychische Qualität abspricht, auf der anderen FOREL (33), v. BUTTEL-REEPEN (16), WASMANN (82), die die Annahme lebhaft bestreiten, daß diese Tiere einfach „Reflexmaschinen" seien.

Diese Frage ist offenbar mit der allgemeinen Frage der Beziehungen zwischen Psychologie und Physiologie eng verknüpft; in der Einleitung zu der vorliegenden Darstellung (p. 12 f.) haben wir schon unseren Standpunkt in dieser Frage klargelegt und dabei die logische Forderung hervorgehoben, bei der Erörterung rein physiologischer Fragen alle psychischen, d. h. nur subjektiv wahrnehmbaren Elemente tunlichst zu vermeiden.

Hier jedoch, wo es sich anscheinend um rein objektive Erscheinungen handelt (und der Physiologe sollte bei derartigen Streitfragen immer dafür Sorge tragen, daß die Fragestellung auf den Boden der objektiven Phänomene beschränkt bleibt), sei hinzugefügt, daß die Antwort lediglich von den Definitionen des Reflexaktes und der psychischen Qualitäten abhängt.

Will man den alten Begriff des Reflexaktes, etwa wie Bethe ihn in seiner diesbezüglichen Abhandlung verwendet, als den einer unveränderlichen Reaktion beibehalten, so sind freilich nicht alle Leistungen der Insekten auf derartige Reflexe zurückzuführen. v. Buttel-Reepen hat wohl gezeigt, daß die Bienen sowohl bei der Orientierung als auch bei anderen Tätigkeiten die Anzeichen eines zum Teil vortrefflichen Gedächtnisses erkennen lassen, daß sie neben der Farben- auch eine Formenwahrnehmung besitzen, ein reiches Mitteilungsvermögen vermittels ihrer „Lautsprache" entfalten, daß sie weiterhin imstande sind, Erfahrungen zu sammeln, zu lernen und Assoziationen von Eindrücken zu bilden usw. Eine Reihe moderner Insektenbiologen haben dann solche komplizierteren Leistungen der Sinne und des Nervensystems an anderen Insekten, wie Ameisen (Wasmann, Forel etc.), in reichem Maße festgestellt (vgl. die betreffenden Abschnitte dieses Handbuches).

Daraus ist jedoch nicht ohne weiteres der Schluß zu ziehen, daß derartige kompliziertere Leistungen nicht mehr in die Kategorie der Reflexe gehören. Der Begriff des Reflexaktes muß auf Grund einer Zahl neuerer übereinstimmender Untersuchungen erweitert werden und alle Fähigkeiten, die v. Buttel-Reepen bei den Bienen festgestellt hat, (freilich für die verschiedenen Tiere in verschiedenem Entwicklungsgrade) umfassen, wie wir in der vorliegenden Darstellung (vgl. z. B. die oben p. 271 f. zusammengefaßten neueren Untersuchungen Minkiewiczs über die „Maskierung" der *Maja*) durchwegs zu zeigen versuchten.

C. Arachnoideen.

Außer den älteren (1857) von E. Blanchard an Skorpionen (*Buthus europaeus*) ausgeführten Untersuchungen liegen keine weiteren physiologischen Versuche über die Funktionen des Nervensystems der Arachnoideen vor. Folgende neuere Untersuchungen beziehen sich nur auf zwei Reflexakte, die die Spinnentiere mit den übrigen Arthropoden teilen, nämlich die Autotomie und das „Sichtotstellen".

An *Phalangium*, *Theridium*, *Epeira*, *Nymphon* wurden die Erscheinungen der reflektorischen Autotomie (p. 257 f.) von Fredericq experimentell beobachtet (36). Bei *Phalangium opilio* zeigt ferner das dabei abgeworfene Bein während einiger Minuten eigentümliche Krämpfe, die nach Gaubert (43) durch die Tätigkeit eines besonderen kleinen „automotorischen" Nervenzentrums vermittelt werden, welches in dem Beinnerv am Beginn seiner peripheren Verzweigungen gelegen ist.

Bei drei australischen Spinnenarten (*Epeira producta*, *Amaurobius* sp., *Celaenia excavata*) stellte T. Brailsford Robertson (15) einige Bedingungen des Sichtotstellens fest. Er fand, daß bei den

zwei erstgenannten Arten, welche sich durch die Lebhaftigkeit ihrer Bewegungen im allgemeinen auszeichnen, das Sichtotstellen eine vorübergehende, eigentümliche Stellung der Beine ist, welche nur durch bestimmte Reize (z. B. plötzliches kräftiges Schütteln des Gespinstes) ausgelöst wird. Bei *Celaenia*, die sich wegen der Trägheit ihrer Bewegungen von den übrigen Spinnen auch sonst unterscheidet, wird das Sichtotstellen dagegen durch keine eigentümliche Stellung der Beine herbeigeführt. Es ist vielmehr die gewöhnliche Körperstellung, die auch sonst von diesem Tier gezeigt wird, und infolgedessen praktisch unabhängig von der sie auslösenden Reizart.

Der Reflex des Sichtotstellens läuft unabhängig von den Abdominalnerven ab. Bei den lebhaften Arten kann er nämlich (in etwas geänderter Form) von den Thoraxganglien allein vermittelt werden. Bei *Celaenia* tritt er dagegen nicht mehr auf, wenn das Tier geköpft wurde. Ist bei den lebhaften Arten das Nervensystem unversehrt, so wird das Sichtotstellen durch vollkommene tetanische Kontraktionen erzeugt. Nach Köpfung zeigt der Reflex Abschwächung, eine längere Latenzzeit und rhythmisch unterbrochene (d. h. unvollkommene) tetanische Kontraktionen.

Literatur.

Arthropoden.

1. ***Baglioni, S.***, *Zur Kenntnis der Leistungen einiger Sinnesorgane (Gesichtssinn, Tastsinn und Geruchsinn) und des Zentralnervensystems der Cephalopoden und Fische. Ztschr. f. Biol., Bd. 53 (1910), p. 255—256.*
2. ***Bauer, V.***, *Zur inneren Metamorphose des Zentralnervensystems der Insekten. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont. d. Tiere, Bd. 20 (1904).*
3. — *Ueber einen objektiven Nachweis des Simultankontrastes bei Tieren. Ctbl. f. Physiol., Bd. 19 (1905), p. 453—462.*
4. — *Ueber die reflektorische Regulierung der Schwimmbewegungen bei den Mysiden mit besonderer Berücksichtigung der doppelsinnigen Reizbarkeit der Augen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 8 (1908), p. 343—370.*
5. ***Bethe, A.***, *Das Nervensystem von Carcinus Maenas. Ein anatomisch-physiologischer Versuch. I. Teil, I. Mitt. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw., Bd. 50 (1897), p. 460—546. I. Teil, II. Mitt. Ebenda, p. 589—639.*
6. — *Vergleichende Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems der Arthropoden. Pflügers Arch., Bd. 68 (1897), p. 449—545.*
7. — *Dürfen wir Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Pflügers Arch., Bd. 70 (1898), p. 15—99.*
8. — *Vergleichende Untersuchungen über den Einfluß des Sauerstoffs auf die Reflexerregbarkeit. Festschr. f. J. Rosenthal, 1906, p. 231—266.*
9. ***Biedermann, W.***, *Ueber die Innervation der Krebsschere. Sitz.-ber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 93 (1886), 3. Abt.; Bd. 95 (1887), 3. Abt., p. 7—46.*
10. — *Zur Kenntnis der Nerven und Nervenendigungen in den quergestreiften Muskeln der Wirbellosen. Ebenda, Bd. 96 (1887), 3. Abt., p. 8—39.*
11. ***Binet, A.***, *Contribution à l'étude du systeme nerveux sous-intestinale des insectes. Journ. de l'Anat. et de Physiol. (Robin), An. 30 (1894), p. 449—580.*
12. ***Bordage, E.***, *Recherches anatomiques et biologiques sur l'autotomie et la régénération chez divers arthropodes. Bull. scient. d. l. France et de la Belgique, T. 39 (1905).*
13. ***Bottazzi, Fil.***, *Untersuchungen über das viscerale Nervensystem der decapoden Crustaceen. Ztschr. f. Biol., Bd. 43 (1902), p. 341—371.*
14. ***Brunelli, G.***, *Osservazioni ed esperienze sulla simbiosi dei paguridi e delle attinie. Rend. R. Acc. d. Lincei, Vol. 19 (1910), p. 77—82.*
15. ***Brailsford Robertson, T.***, *On the „sham-death" reflex in spiders. Journ. of Physiol., Vol. 31 (1904), p. 410—417.*
16. ***v. Buttel-Reepen, H.***, *Sind die Bienen Reflexmaschinen? Leipzig 1900; auch in Biol. Ctbl., Bd. 20 (1900).*
17. ***Carlson, A. J.***, *Contributions to the physiology of the ventral nerve-cord of myriapoda (centipedes and millipedes). The Journ. experim. Zool., Vol. 1 (1904), p. 269—287.*

18. **Caselli, A.**, *Untersuchungen über die reflexhemmende Funktion des oberen Schlundganglion der Languste (Palinurus vulgaris). Pflügers Arch., Bd. 74 (1899), p. 158—163.*
19. **Celesia, P.**, *Sul differenziamento delle proprietà inibitorie nella catena gangliare del Palinurus vulgaris, e sua relazione colla dottrina morfologica della metameria. Rivista di Patol. ment. e nerv. Vol. 1 (1896), p. 129—133.*
20. — *Sul differenziamento delle funzioni coordinatrici della catena gangliare dei crostacei. Atti Soc. Ligurica, Vol. 8 (1897), No. 1 (zitiert nach Caselli).*
21. **Child, C. M.**, *The functions of the nervous system of the Myriapoda. The American Naturalist, 1892 (zitiert nach Polimanti).*
22. **Clark, G. P.**, *Ueber Gleichgewichtsphänomene in gewissen Crustaceen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 8 (1894), p. 626—631.*
23. — *On the relation of the otocysts to equilibrium phenomena in Galasimus pugilator and Platyonichus ocellatus. Journal of Physiology, Vol. 19 (1896), p. 327.*
24. **Contejean, Ch.**, *Sur l'autotomie chez la Sauterelle et le Lézard. Compt. rend. d. l'Acad. d. Sc., T. 111 (1890), p. 611—614.*
25. **Czermak, J. N.**, *Nachweis echter hypnotischer Erscheinungen bei Tieren. Sitz.-ber. d. Akad. d. Wiss., Bd. 66 (1872), Abt. 3.*
26. — *Beobachtungen und Versuche über hypnotische Zustände bei Tieren. Pflügers Arch., Bd. 7 (1873).*
27. **Demoor, J.**, *Étude des manifestations motrices des Crustacée au point de vue de fonctions nerveuses. Arch. de Zool. expérim., Sér. 2, T. 9 (1891), p. 191—227.*
28. **Dönhoff, E.**, *Beiträge zur Physiologie. Koordinationszentra bei der Biene. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1875, p. 47.*
29. — *Das Atmungszentrum der Honigbiene. Ebenda, 1882, p. 162—163.*
30. **Doflein, F.**, *Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen. Festschr. z. 60. Geburtstag R. Hertwigs, Bd. 3 (1910).*
31. **Fabre, J. H.**, *Souvenirs entomologiques. Études sur l'instinct et les mœurs des insectes, T. 7, Paris 1897.*
32. **Fick**, *Zur verschiedenen Erregbarkeit funktionell verschiedener Nervenmuskelpräparate. Pflügers Arch., Bd. 30 (1883), p. 596.*
33. **Forel, A.**, *Das Sinnesleben des Insekten, München 1910.*
34. **Fredericq, L.**, *Amputation des pattes par mouvement réflexe chez le Crabe. Arch. d. Biol., T. 3 (1882), p. 235—240.*
35. — *Sur l'autotomie ou mutilation par voie réflexe comme moyen de défense chez les animaux. Arch. d. Zool. expérim., Sér. 2, T. 1 (1883), p. 413—426.*
36. — *L'autotomie. Travaux du laborat. de Physiol., T. 2 (1888), p. 201—221.*
37. — *Nouvelles recherches sur l'autotomie chez le crabe. Mém. cour. et autr. Mém. par l'Acad. Roy. d. Belgique, 1891.*
38. — *Ueber Autotomie. Pflügers Arch., Bd. 50 (1891).*
39. — *et* **Vandevelde, G.**, *Physiologie des muscles et des nerfs du Homard. Bull. d. l'Acad. Roy. de Belgique, Sér. 2, T. 47 (1879), p. 6.*
40. — — *Vitesse de transmission de l'excitation motrice dans les nerfs du Homard. Compt. rend., T. 91, p. 239 (zitiert nach Fuchs).*
41. **Frenzel**, *Ueber die Selbstverstümmelung (Autotomie) der Tiere. Pflügers Arch., Bd. 50 (1891), p. 191—214.*
42. **Fröhlich, Fr. W.**, *Die Analyse der an der Krebschere auftretenden Hemmungen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 7 (1907), p. 393—443.*
43. **Gaubert**, *Sur un ganglion nerveux des pattes du Phalangium opilio. C. R. de l'Ac. de Sc. de Paris, T. 115 (1892), p. 960.*
44. **Hadley, Ph. B.**, *The reaction of blinded lobsters to light. The Amer. Journ. of Physiol., Vol. 21 (1908), p. 180—199.*
45. **Hardy, W. B.** and **Dougall, W. Mx.**, *On the structure and functions of the alimentary canal of Daphnia. Proc. of the Cambridge Philos. Soc., Vol. 8 (1893) (zitiert nach Bottazzi).*
46. **Holmes, S. J.**, *Phototaxis in the Amphipoda. The Amer. Journ. of Physiol., Vol. 5 (1901), p. 211—234).*
47. **Holste, Georg**, *Das Nervensystem von Dytiscus marginalis. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 96 (1910), p. 419—476.*
48. **Hyde, Ida H.**, *The nervous mechanism of the respiratory movements of Limulus Polyphemus. Journ. of Morphol, Vol. 9 (1894) (zitiert nach J. Loeb).*
49. **Jordan, H.**, *Die Leistungen des Gehirnganglions bei den krebsartigen Tieren. Pflügers Arch., Bd. 131 (1910), p. 317—386.*
50. **Lapicque, L.**, *Centres échelonnés pour la coordination de la marche chez les crustacés décapodes. Compt. Rend. d. l. Soc. d. Biol., T. 59 (1907), p. 542—544.*

51. **Loeb, J.**, *Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie, Leipzig 1899, p. 68—84.*
52. **Luchsinger**, *Zur verschiedenen Erregbarkeit funktionell verschiedener Nervmuskelpräparate. Pflügers Arch., Bd. 28 (1882), p. 60.*
53. **Keeble, F.** and **Gamble, F. W.**, *The colour physiology of higher crustacea. Proc. of the Roy. Soc. of London, Vol. 71 (1903), p. 69—71; Vol. 76 (1905), p. 198; Philosoph.-Transactions of the Roy. Soc. of London, Serie B, Vol. 189 (1904). p. 295—388; Vol. 198 (1905), p. 1—16 (zitiert nach v. Rynberk).*
54. **Lyon, E. P.**, *A contribution to the comparative physiology of compensatory motions. The Amer. Journ. of Physiol., Vol. 3 (1900), p. 86—114.*
55. **Mangold**, *Die Doppelinnervation der Arthropodenmuskeln. Ctbl. f. Physiol., Bd. 19 (1905), p. 336.*
56. — *Untersuchungen über die Endigung der Nerven in den quergestreiften Muskeln der Arthropoden. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 5 (1905), p. 135.*
57. **Matula, J.**, *Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems bei Insekten. Pflügers Arch., Bd. 138 (1911), p. 388—436.*
58. **Miller, F. R.**, *Galvanotropism in the crayfish. Journ. of Physiol., Vol. 35 (1907), p. 215—229.*
59. — *On the rhythmical contractility of the anal musculature of the crayfish and lobster. Ebenda, Vol. 40 (1910), p. 431—444.*
60. **Minkiewicz**, *Versuch einer Analyse des Instinkts nach objektiver, vergleichender und experimenteller Methode. Zool. Jahrb., Bd. 28 (1910), Syst., p. 155—238.*
61. **Morgan, T. H.**, *The reflexes connected with autotomy in the Hermit-Crab. The Amer. Journ. of Physiol., Vol. 6 (1902), p. 278—282.*
62. **Patrizi, M. L.**, *Sur la contraction des muscles striés et sur les mouvements du „Bombyx mori". Arch. ital. de Biol., T. 19 (1893), p. 177—194.*
63. **Petit**, *Effets de la lésion des ganglions susoesophagiens chez le Crabe (Carcinus maenas). Compt. rend. d. l'Acad. d. Paris, T. 107 (1888). p. 278.*
64. **Piéron, H.**, *Recherches sur l'autotomie. De l'existence d'une autotomie psychique superposée à l'autotomie réflexe. Arch. intern. d. Physiol., T. 5 (1907), p. 110—121.*
65. **Piotrowsky**, *On the muscle-nerve physiology of the crayfish especially with regard to inhibition. Journ. of Physiol., Vol. 5 (1893), p. 163.*
66. **Polimanti, O.**, *Contributi alla fisiologia della larva del baco da seta (Bombyx mori), Scansano 1906.*
67. **Pompilian**, *Automatisme, période réfractaire et inhibition des centres nerveux des insectes. C. R. d. l. Soc. d. Biol. (1899), p. 400—401.*
68. **Pouchet, G.**, *Sur les rapides changements de coloration provoqués expérimentellement chez les crustacés etc. Journ. de l'Anat. de la Physiol. etc. (Robin), Année 8 (1872), p. 401—407; Année 9 (1873), p. 290—307; Compt. rend. d. l'Acad. d. Sc., T. 79 (1872), p. 757—760; Compt. rend. d. la Soc. d. Biol., 1873 (zitiert nach v. Rynberk).*
69. **Richet**, *Contributions à la physiologie des centres nerveux et des muscles de l'écrevise. Arch. d. Physiol., 1879.*
70. — *Physiologie des muscles et des nerfs, Paris 1882.*
71. **v. Rynberk, G.**, *Ueber den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere (sogenannte chromatische Hautfunktion). Ergebnisse d. Physiol., 5. Jahrg. (1906), p. 347—572.*
72. **Schleip, W.**, *Der Farbenwechsel von Dixippus morosus (Phasmidae). Zool. Jahrb., Bd. 30 (1910); Abt. f. allg. Zool. und Physiol. der Tiere, p. 45—132.*
73. **Schwartz, A.**, *Versuche über die Veränderungen der Reflexerregbarkeit Wirbelloser bei Sauerstoffmangel und Sauerstoffüberfluß. Pflügers Arch., Bd. 121 (1908), p. 411—415.*
74. **Steiner, J.**, *Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogenese, 3. Abt. Die wirbellosen Tiere, Braunschweig 1898.*
75. **Stockard, Ch. R.**, *Habits, reactions and mating instincts of the „Walking Stick", Aplopus Mayeri. Science, N. S. Vol. 27 (1908); Carnegie Inst. Washington Publ., 1908, No. 103.*
76. **Tait, J.**, *Colour change in the isopod, Ligia oceanica. Journ. of Physiol., Vol. 140 (1910), p. 40.*
77. **v. Uexküll, J.**, *Studien über den Tonus. V. Die Libellen. Ztschr. f. Biol., Bd. 50 (1908), p. 168—202.*
78. **Verworn, Max**, *Ein automatisches Zentrum für die Lichtproduktion bei Luciola italica. Ctbl. f. Physiol., Bd. 6 (1892), p. 69—74.*
79. — *Beiträge zur Physiologie des Zentralnervensystems. I. Teil. Die sogenannte Hypnose der Tiere, Jena 1898.*

80. ***Verworn, Max,*** *Das Neuron in Anatomie und Physiologie. 72. Vers. deutsch. Naturf. u. Aerzte, Jena 1900.*
81. ***Ward, J.,*** *Some notes on the physiology of the nervous system of the freshwater crayfish (Astacus fluviatilis). Journ. of Physiol., Vol. 2 (1879—80), p. 214—227.*
82. ***Wasmann, E.,*** *Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen, Stuttgart 1899. (Zoologica.)*
83. ***Yung, É.,*** *Recherches sur la structure intime et les fonctions du système nerveux central chez les Crustacés décapodes. Arch. de Zool. expériment. et génér., T. 7 (1878), p. 401—534.*
84. ***Ziegler, H. E.,*** *Der Begriff des Instinktes einst und jetzt. Eine Studie über die Geschichte und die Grundlagen der Tierpsychologie. 2. Aufl. Mit einem Anhang: Die Gehirne der Bienen und Ameisen, Jena 1910.*

VII. Wirbeltiere.

Erster Teil. Fische.

I. Branchiostoma (Amphioxus).

Ueber die Funktionen des Nervensystems des *Amphioxus* liegen zurzeit Beobachtungen von Rice (139), Steiner (171), Danilewsky (55), Parker (133), Polimanti (136) vor. Der *Amphioxus* ist ein echt benthonisches Tier, welches tagsüber gewöhnlich im Sande des Meeresbodens vergraben lebt, nur mit seinem Kopfende im freien Wasser hervorragend. Während der Nachtstunden soll er jedoch nach einigen Forschern (Rice, 139; Danilewsky, 55; Polimanti, 136) aus dem Sande herauskommen und im Wasser umherschwimmen. Der Reiz, welcher diese Periodizität der Lebensgewohnheiten auslöst, soll das Licht sein, indem er dieses meidet und das Dunkel vorzieht.

Nach Parker (133), der an dem amerikanischen *Amphioxus* (*Branchiostoma carribbaeum*) experimentierte, bleiben diese Tiere jedoch sowohl im Dunkeln wie im Licht im Sand vergraben: sie verlassen ihren Aufenthaltsort nur, wenn sie stark mechanisch oder sonst irgendwie gereizt werden.

Ernährung (mit Plankton) und Atmung werden gleichzeitig durch denselben Mechanismus besorgt, nämlich durch den Wasserstrom, der von der von Cirrhen umgebenen Mundöffnung durch den Branchial-, Peribranchialraum und den Darm kreist. Die Lokomotion erfolgt durch schlängelnde Bewegungen des Gesamtkörpers. Dabei vermag er sowohl kopfwärts wie schwanzwärts zu schwimmen.

Das Eingraben im Sande geschieht mittels überaus schneller Bewegungen; es scheint, daß er auch dabei sowohl mit dem Kopfende wie mit dem Schwanzende einzudringen vermag.

Für mechanische Hautreize ist dieses Tier sehr empfindlich. Werden lokal einwirkende Druckreize (unter Anwendung von Tasthaaren) verwendet, so zeigt sich die größte Empfindlichkeit an der Kopfgegend (Parker, Polimanti). Namentlich die Kopfanhänge (Cirrhen) sind mit feiner Tastempfindlichkeit begabt. Schon der Druck von Sandkörnchen löst hier eine Zusammenziehung der Gesamtkörperwand aus, durch die Wasser aus dem Mund herausgetrieben und so die Sandkörnchen weggespült werden (Parker, Polimanti).

Auch der im hinteren Abschnitt des Körpers befindliche Porus des Kiemensackes ist übrigens gegen lokal wirkende mechanische Reize sehr empfindlich.

Der *Amphioxus* reagiert ferner auch auf allgemein wirkende mechanische Reize, die wir für die Seetiere durchwegs wirksam gefunden haben (vgl. p. 219), und die durch Erschütterung des Wassers (die auch durch Schallwirkung entstehen kann), zustande kommen.

Sämtliche bisher am *Amphioxus* ausgeführten analytischen Untersuchungen über die Funktionen des Nervensystems bezweckten dieselbe allgemeine Frage zu beantworten, nämlich die, ob alle Körperabschnitte (Metameren) funktionell gleichwertig sind, d. h. alle die gleichen Leistungen aufweisen. Sie wurden ferner auch mit der gleichen groben Methodik ausgeführt, die darin bestand, die in den Hauptleistungen (namentlich der Lokomotion und der Reizbeantwortung) sich äußernden Folgen der Zerstückelung des Gesamttieres festzustellen. Die Tiere wurden dabei in zwei, drei, vier Schnitte geteilt, die, ohne weitere Behandlung wieder ins Wasser gesetzt, mehr oder weniger lange Zeit (meist jedoch nur wenige Tage) zu überleben vermögen.

Steiner (171) fand zunächst am *Amphioxus lanceolatus*, daß nicht allein das Kopfstück, sondern auch das Schwanzstück auf Reizung (er tauchte die Stücke in Säurelösung ein) völlig regelmäßige Schwimmbewegungen ausführt bei völliger Erhaltung des Gleichgewichtes und gewöhnlich mit dem Kopfende voraus. Allerdings kommt es auch vor (wie übrigens auch beim normalen Tiere), daß dabei das Schwanzende vorausgeht. Der Leib des *Amphioxus* (so schließt Steiner) besteht aus lauter gleichwertigen Metameren, worin implicite angedeutet ist, daß der *Amphioxus* nicht über ein besonderes allgemeines Bewegungszentrum verfügt, und daß die gemeinsame Tätigkeit der Metameren, welche untereinander in zweckmäßiger Verbindung stehen müssen, die Lokomotion des Gesamttieres erzeugt. Nach Steiner ist das Zentralnervensystem des *Amphioxus* kein einfaches Rückenmark, sondern ein undifferenziertes oder einfaches Zentralnervensystem, aus dem sich phylogenetisch Gehirn und Rückenmark entwickeln sollen.

B. Danilewsky (55) dagegen zog aus seinen Durchschneidungsversuchen den Schluß, daß „in dem vorderen Teil des Marks — im ‚Gehirn‘ der Autoren — die Zentren der willkürlichen Bewegungen gelegen sind; Zerstörung desselben oder Trennung von dem übrigen Zentralnervensystem durch Abschneiden hat Bewegungslosigkeit des Tieres zur Folge, bis nicht irgendein äußerer ‚genügender‘ Reiz auf dasselbe einwirkt. Dem Rückenmark ist eine reflektorische Erregbarkeit eigen, welche selbst durch schwache, aber häufige mechanische Reize erschöpft wird. Lange Zeit nach Trennung des Gehirnes vom Rückenmark nehmen die reflektorischen Bewegungen den Charakter von Kontrakturen an.“

Zu einem gleichen Schluß, daß nämlich „das vordere Ende des *Amphioxus* viel entwickelter ist als alle anderen Teile des Körpers“, gelangte auch O. Polimanti (133).

II. Knorpelfische und Knochenfische.

A. Nervensystem der animalen Funktionen.

a) Leistungen des Nervensystems.

Ueber das normale Reflexleben dieser Tierklasse liegen leider nur sehr spärliche und unvollkommene Angaben vor.

1. Durch Lichtwirkung ausgelöste Reflexbewegungen. G. H. Parker (132, 134) untersuchte bei einer Reihe von Fischen (*Ammocoetes, Amphioxus, Mustelus canis, Anguilla chryspa, Fundulus heteroclitus, Stenotomus chrysops, Tautogolabrus adspersus, Tautoga onitis, Chilomycterus Schoepfi, Opsanus tau, Microgatus tomcod*) die Wirkung des (elektrischen und Sonnen-) Lichtes auf die Hautnervenenden, nach Durchschneidung beider Augennerven. Dabei fand er ein verschiedenes Verhalten. Während *Ammocoetes* (ebenso wie die Amphibien, vgl. unten p. 353) auf eine solche Lichtreizung deutlich mit bestimmten reflektorischen Bewegungen reagierte, indem er seinen negativen „Phototropismus“ auch nach Ausschaltung des Gesichtssinnes beibehielt, zeigten alle übrigen genannten Tiere keine Reaktion auf die direkte Lichteinwirkung auf ihre Körperhaut.

Es gibt also im allgemeinen in der Haut der Fische (die wohl als die Ahnen aller übrigen Landwirbeltiere anzusehen sind), keinerlei Photorezeptoren. Deshalb meint Parker, daß die Augen der Wirbeltiere einen zentralen und keinen peripheren Ursprung haben. Die Lichtempfindlichkeit der Haut einiger Fische, Amphibien und Reptilien (vgl. unten), dürfte als eine sekundär erworbene Eigenschaft zu betrachten sein.

2. Farbenwechsel. Auch die Fische, namentlich diejenigen, die auf dem Meeresboden leben (sogenannte benthonische Formen), vermögen die durch bewegliche Chromatophoren bewirkte Färbung ihrer Haut zu ändern. Die äußeren und inneren Faktoren eines solchen Farbenwechsels sind wesentlich dieselben, die wir schon bei den vorher besprochenen Seetieren (namentlich Cephalopoden und Crustaceen, vgl. p. 241, 274) kennen gelernt haben. Es handelt sich nämlich auch hier um zweckmäßige Reflexerscheinungen, die durch Gesichtsreize ausgelöst und vom Nervensystem vermittelt werden und dazu führen, dem Körper dieselbe Färbung zu verleihen, die der Untergrund aufweist.

Die ersten und wichtigsten Untersuchungen über die dem Nervensystem dabei zukommende Rolle verdanken wir Pouchet (137), der seine Versuche an einer Anzahl benthonischer Knochenfische (Pleuronectiden, Blenniden u. a.) anstellte. Er fand:

a) Nach Abtragung beider Augen geht die Fähigkeit verloren, die Hautfärbung an den Untergrund anzupassen. Die Haut nimmt eine mittlere Färbung an, die auf jedem Boden unverändert bleibt. Abtragung eines Auges scheint dagegen ziemlich belanglos zu sein.

b) Die quere Durchschneidung des Rückenmarkes in verschiedenen Höhen bewirkt keine deutlichen Störungen in dem normalen Farbwechsel.

c) Durchtrennung des N. trigeminus oder einzelner seiner Aeste hat Lähmung (d. h. Expansion) der Chromatophoren der Kopf-

haut zur unmittelbaren Folge. Auf hellen Grund gebracht, schien dann der Fisch gleichsam eine dunkle Kopfmaske aufzuhaben. Ohne Erfolg blieb dagegen die Durchschneidung des N. lateralis.

d) Durchtrennung der einzelnen N. spinales bewirkt Lähmung der Chromatophoren in den entsprechenden bandförmigen Hautgegenden erst dann, wenn die Durchschneidung in den peripheren Teilen der Nerven erfolgt, nachdem diese die Fasern des Sympathicus aufgenommen haben. Die Ergebnisse der direkten Zerstörung des im Bauch verlaufenden Sympathicus bestätigten vollständig die Annahme, daß die efferenten „koloratorischen“ oder „pigmentomotorischen“ Nervenfasern in diesem Nervensystem verlaufen. Unbestimmte Resultate erhielt jedoch Pouchet aus seinen Versuchen von Durchschneidung der Halssympathici.

Lode (109) bestätigte an Forellen (und *Anguillula fluviatilis*) die Angaben Pouchets unter Anwendung der Methode der künstlichen Reizung. Er fand, daß Faradisierung der vorderen Teile des Rückenmarkes, nebst tetanischer Krämpfe sämtlicher Körpermuskeln, Kontraktion der Chromatophoren (d. h. Erblassen) im ganzen Körper bewirkt. Wird nun das Rückenmark weit unterhalb des Reizortes durchschnitten, so bewirkt abermalige Faradisierung Tetanus nur in den Körpermuskeln, die ihre nervöse Verbindung mit den gereizten Rückenmarksteilen nicht verloren haben, d. h. also nur in den Muskeln des Vorderkörpers, dagegen tritt die Kontraktion der Chromatophoren im ganzen Körper auf. Somit bildet das Rückenmark nicht die Bahn der Erregungsleitung für die Nerven der Chromatophoren; diese kann also nur im Sympathicus gelegen sein. Nachträgliche Durchtrennung des Bauchsympathicus hindert in der Tat die Ausdehnung der durch Faradisierung der oberen Rückenmarksteile bewirkten Hautverfärbung auf die unteren Hautgegenden des Körpers.

Die Untersuchungen van Rynberks (143) wurden ebenfalls an Pleuronectiden (*Solea* und *Rhomboidichthys*) angestellt unter Anwendung der üblichen Durchschneidungs- und Reizungsmethoden. Im allgemeinen kam er zu denselben Ergebnissen wie Pouchet, indem auch er u. a. fand, daß die „pigmentomotorischen“ Fasern des unteren Körpers im Sympathicus verlaufen. Er suchte ferner namentlich die peripheren Verbreitungsgebiete der einzelnen Sympathicusganglien genauer festzustellen, wobei er zu den folgenden Resultaten gelangte. 1) Die Ganglien des sympathischen Grenzstranges versorgen je ein ununterbrochenes, regelmäßig gestaltetes Hautgebiet mit pigmentomotorischen Fasern. 2) Diese Hautgebiete verlaufen bandförmig über die pigmentierte Körperhälfte von der dorsalen bis zur ventralen Randflosse und folgen im allgemeinen dem Verlauf der knöchernen und knorpeligen Skelettstrahlen und der Hauptstämme der Spinalnerven. 3) Die pigmentomotorischen Hautgebiete überdecken einander in kranio-kaudaler Richtung ungefähr um die Hälfte (Sherringtons „anteroposterior overlap“) und sind bei Exemplaren von *Solea impar* von etwa 20 cm Körperlänge, im Durchschnitt 7 mm breit.

Erregungen des Zentralnervensystems, die durch Mißhandlung, Erschrecken usw. der Tiere erzeugt und von van Rynberk als psychische Erregungen bezeichnet werden, bewirken nach ihm konstant eine unzweideutige Verdunkelung der Hautfärbung des ganzen Körpers; diese ist bei hellen Exemplaren von *Rhomboidichthys* am leichtesten hervorzurufen und am schönsten zu beobachten.

Auch die Angabe von Verrill (179) verdient hier erwähnt zu werden, daß eine Anzahl von Fischen im Schlafzustande eine verschiedene Hautfärbung aufweisen als im Wachzustande.

Nach den neueren Untersuchungen von K. von Frisch (69) befindet sich im Gehirn, am Vorderende des verlängerten Markes, der Pfrille (Ellritze, *Phoxinus laevis*) ein Zentrum für die Pigmentkontraktion. Die Erregung dieses Zentrums hat Pigmentballung, seine Zerstörung hingegen die Erschlaffung (Expansion) der Pigmentzellen am ganzen Fischkörper zur unmittelbaren Folge. Die Bahnen, auf denen die Erregungen vom Gehirn zu den Pigmentzellen der Haut geleitet werden, sind die folgenden: Vom Gehirn ziehen die pigmentomotorischen Nervenfasern im Rückenmark kaudalwärts bis in die Gegend des 15. Wirbels, wo sie aus dem Rückenmark in den Sympathicus übertreten und nun in diesem nach vorn und hinten verlaufen. Aus dem Sympathicus werden sie durch die Spinalnerven segmental der Haut zugeführt. Am Kopf übernimmt der N. trigeminus die Rolle der Spinalnerven.

Es scheint im Rückenmark ein zweites, dem Gehirnzentrum untergeordnetes Zentrum für die Pigmentkontraktion zu bestehen, das sich von der Region des 15. Wirbels bis gegen den Kopf hin erstreckt; denn es gehen, ganz unabhängig vom Gehirn, einige Zeit nach dem Tode von hier Erregungen aus, die alle Pigmentzellen zu maximaler Kontraktion bringen.

Bei der Forelle (*Salmo fario*) liegen die Verhältnisse im wesentlichen gleich.

Alle Eingriffe, durch welche die Augen sehuntüchtig gemacht werden (Exstirpation der Augen, Durchschneidung der Nervi optici, Durchschneidung des Chiasmas in der Schädelhöhle, Zerstörung der Retinae) haben bei Cyprinoiden (Karauschen, Pfrillen) und Salmoniden (Forelle, Saibling) eine Verdunklung des ganzen Körpers zur Folge. Sie tritt sogleich (nach wenigen Minuten) ein und hält mehrere Wochen an, dann stellt sich aber allmählich die normale Färbung wieder her. Der blinde Fisch hat die Fähigkeit, sich in seiner Färbung dem Untergrund anzupassen, verloren, nicht aber die Fähigkeit des spontanen Farbwechsels überhaupt. Bei den Salmoniden kommt es nach der Blendung einfach deshalb zu einer Dunkelfärbung, weil die Anpassung an den hellen Untergrund wegfällt. Die Wahrnehmung des Lichtes durch die Augen ist normalerweise der wesentlichste von den Faktoren, die am Zustandekommen des tonischen Kontraktionszustandes der Pigmentzellen beteiligt sind, und wenn er wegfällt, erschlaffen die Pigmentzellen. Die Forelle färbt sich nicht nur dunkel, wenn man ihr beide Augen exstirpiert, sondern auch, wenn man sie mit intakten Augen ins Finstere bringt. Bei den Karauschen und Pfrillen liegen die Verhältnisse insofern komplizierter, als hier die blinden Fische zwar nicht auf die Helligkeit des Untergrundes, wohl aber auf die Intensität der Belichtung, welcher sie ausgesetzt sind, in ausgesprochener Weise reagieren. Sie werden schon nach ca. $1/2$ Minute dunkel, wenn man sie aus schwächerem in stärkeres Licht versetzt, und hellen sich rasch auf, wenn man sie ins Dunkle bringt.

Das Verkleben der Augen mit einer schwarzen Masse hat bei Forellen denselben Effekt wie ihre Exstirpation.

Im Gegensatz zu den Krebsen V. Bauers (vgl. p. 274) bleibt das Verkleben der oberen Augenteile, wenn die unteren freigelassen

werden, erfolglos. Verklebt man dagegen nur die unteren Teile und läßt man die oberen Teile frei, so färben sich die Forellen tiefschwarz, viel dunkler, als wenn man beide Augen vollständig verstreicht oder exstirpiert. Zum Zustandekommen der Dunkelfärbung, wie sie eintritt, wenn man eine Forelle auf schwarzen Untergrund versetzt, ist also „die Wahrnehmung des dunklen Untergrundes erforderlich".

3. Kompensationsbewegungen nach passiver Verlagerung des Körpers. Kompensatorische Augenbewegungen treten an *Mustelus canis* und anderen Fischen auf, wenn der Tierkörper bei Fixierung des Kopfes passiv geneigt wird. Diese Kompensationsstellungen der Augen bleiben so lange bestehen, wie die passive Verlagerung des Körpers dauert. Sie treten zum Teil auch dann auf, wenn Acusticus und Opticus (VIII. und II. Kopfnerven) vorher durchschnitten wurden (E. P. Lyon, 112).

b) Eigenschaften der Nervenfasern.

Ueber die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in den Nerven von Fischen liegen ältere und neuere Beobachtungen vor.

Die markhaltigen Fasern des Nerven, der die elektrischen Organe von *Torpedo* versorgt, leiten nach Jolyet (94) mit einer Geschwindigkeit von 8—20 m pro Sekunde. Die markhaltige Nervenfaser desselben Organs von *Malapterurus* hat dagegen nach Gotch und Burch (76—78) eine etwas größere Geschwindigkeit (28 m pro Sekunde) als der Froschischiadicus.

Die Leitungsgeschwindigkeit im Riechnerven (einem marklosen Nerven) des Hechtes wurde von G. J. Nicolai (127) und S. Garten (72) durch Messung des Aktionsstromes ermittelt. Nach Nicolai ist die Leitungsgeschwindigkeit im Olfactorius des Hechtes etwa 150mal kleiner als im Ischiadicus des Frosches. Sie ist abhängig von der Temperatur, mit deren Steigen sie wächst. Zur Erzeugung der Erregungswelle dienten künstliche (elektrische) Reize durch den konstanten Strom oder einzelne Induktionsschläge.

Bei den Versuchen mit konstantem Strom wurden erhalten:

bei 5° C Werte von 6—9 cm pro Sekunde
„ 20° „ „ „ 16—24 „ „ „

Bei den Versuchen mit Induktionsschlägen:

bei 5° C Werte von 5—13 cm pro Sekunde
„ 20° „ „ „ 14—20 „ „ „

Irgendein Einfluß der Ermüdung ließ sich nicht nachweisen. Ein Einfluß der Reizstärke war dagegen deutlich feststellbar.

In seiner eingehenden Abhandlung berichtet S. Garten (72) nach Berücksichtigung der einschlägigen früheren Untersuchungen über seine Experimente, durch welche er mehrere allgemeinen Fragen zu lösen suchte. Als Versuchsmethode diente die Messung des Aktionsstromes mittels des Kapillarelektrometers. Zur Reizung dienten ausschließlich Induktionsschläge und der konstante Strom. Sehr wünschenswert (fügt er hinzu) erschiene es freilich, den Nerven vom Endorgan aus physiologisch in Erregung zu versetzen und dann die elektrischen Vorgänge im Nerven zu beobachten, doch fehlt es bisher leider an Angaben über bestimmte in Wasser lösliche Stoffe, welche das Riech-

organ der Fische mit Sicherheit in adäquater Weise zu erregen vermögen.

Nach Feststellung der elektrischen Aeußerungen, die den nach einer Reizung im Nerven fortgeleiteten Vorgang begleiten (typischer ein- und zweiphasischer Aktionstrom, doppelsinnige Leitung, Fortleitung des Erregungsvorganges bis zum Querschnittsende des Nerven und polare Wirkung des elektrischen Stromes) ermittelte Garten die Veränderungen, welche die Aktionsströme durch die Wirkung gewisser Gifte (Veratrin, Kohlensäure) und die Ermüdung des Nerven (infolge mehrfach wiederholter Reizungen) erfahren.

Der Verlauf der negativen Schwankung ist hier ein viel langsamerer als am markhaltigen Nerven (Dauer derselben im Mittel etwa 0,3 Sekunden) und die Leitungsgeschwindigkeit eine viel geringere. Der Erregungsvorgang pflanzt sich fast stets mit einem ausgesprochenen Dekrement fort.

Bei einer reinen Längsquerschnittsableitung zeigt der Riechnerv ferner (im Gegensatz zu dem Verhalten des markhaltigen Nerven) das Auftreten einer zweiten Phase des Aktionsstromes.

Sehr lange anhaltende Reizung mit einzelnen Induktionsschlägen führt zu einer Ermüdung des Riechnerven, die sich dadurch kundgibt, daß die Aktionsströme sehr klein oder sogar unmerklich werden. Wird während der Reizung die Reizstelle gewechselt (der Ableitungsstelle genähert), so nehmen die Aktionsströme zwar vorübergehend etwas an Stärke zu, aber schon nach einigen wenigen weiteren Reizungen sinken sie auf das frühere Niveau herab. Es erfährt also nicht bloß die Reizstelle selbst durch die öftere Wiederholung der Reizung eine Veränderung, sondern auch der ganze Nervenstamm durch die fortgeleiteten Erregungswellen. Diese Veränderungen gehen in der Ruhe auch am ausgeschnittenen Nerven nach einiger Zeit mehr oder weniger zurück — der Nerv zeigt also nicht nur Ermüdungs-, sondern auch Erholungserscheinungen.

Bei besonders gut erregbaren Nerven trat nach längerer Reizung eine positive Nachschwankung von längerer Dauer (einige Sekunden) auf. Bei gut erregbaren Nerven nehmen ferner die Aktionsströme bei rhythmischer Reizung anfangs treppenförmig an Stärke zu.

Garten untersuchte ferner auch die elektrischen Erscheinungen, welche bei Durchströmung einer Nervenstrecke mit dem konstanten Strom an anderen Nervenstellen auftreten.

Eine Deutung aller von ihm beobachteten Tatsachen sucht Garten nach der Heringschen Theorie der Stoffwechselvorgänge in der lebenden Substanz zu geben.

An *Bdellostoma Dombeyi* (einem Cyclostomen von Kalifornien) ermittelte A. J. Carlson (45) unter Anwendung der myographischen Methode von Helmholtz die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Rückenmark, im N. vagus und N. hypoglossus. Die Leitungsgeschwindigkeit der Nervenerregung im Rückenmark, in der Richtung von vorn nach hinten, zeigt nur kleine individuelle Schwankungen um den Mittelwert von 4,50 m pro Sekunde. Wahrscheinlich findet hier die Erregungsleitung durch lange, d. h. ununterbrochene Nervenfasern statt. Die Leitungsgeschwindigkeit von hinten nach vorn zeigt hingegen größere Schwankungen mit einem Mittelwert von 2,50 m pro Sekunde.

Die Leitungsgeschwindigkeit der Erregung in den motorischen

Vagusfasern, welche die Muskeln des Kiemenapparates versorgen, zeigt nur kleine individuelle Schwankungen um den Mittelwert von 2,50 m pro Sekunde. Dies wäre, soweit bisher bekannt, die langsamste Leitungsgeschwindigkeit in einem peripheren motorischen Wirbeltiernerven unter sonst normalen Versuchsbedingungen.

Die Geschwindigkeit in den motorischen Fasern des Mandibularnerven ist dieselbe wie im Rückenmarke von vorn nach hinten, d. i. 4,50 m pro Sekunde.

Auch hier (vgl. dieses Handbuch p. 233 f.) findet CARLSON, daß die Leitungsgeschwindigkeit in den Nerven in direkter Beziehung zu der Geschwindigkeit des Kontraktionsablaufes der von dem betreffenden Nerven versorgten Muskeln steht.

Für Untersuchungen am ausgeschnittenen motorischen Nerven von Selachiern dürfte vielleicht das folgende Nervenmuskelpräparat vom Rochen gute Dienste leisten (BAGLIONI, 17). Der Muskel ist der M. coraco-mandibularis, der sich dicht unter der Haut in der medianen Gegend unterhalb des Unterkiefers befindet. Innerviert wird er vom Endteil des Plexus cervicalis, der aus Occipital- und Spinalnerven zusammengesetzt ist. Der Verlauf und überhaupt der Situs dieser Nervenbahn ist zur Präparation sehr geeignet; man braucht nur die Leibeshöhle weit zu öffnen, um den bogenförmig kopfwärts zurücklaufenden Plexus dicht unter dem parietalen Peritoneum der Bauchwand durchschimmern zu sehen.

Nebenstehende Figur (Fig. 42) stellt ein solches Nervmuskelpräparat dar, von seiner inneren oder dorsalen Fläche aus gesehen. Das Nervenbündel, welches bei mittelgroßen Exemplaren etwa die Dicke eines Froschischiadicus aufweist, kann leicht in einer für die gewöhnlichen Versuchszwecke genügend langen Strecke von 5–6 cm isoliert werden. Es wurde leicht zerreißlich und für mechanische und elektrische Reize sehr empfindlich gefunden.



Fig. 42. Nervenmuskelpräparat von Rochen. *Uk* Abschnitt des Unterkieferknorpels (orales Ende), *M* Muskel, *Co* Teil des Coracoidknorpels (kaudales Ende), *N* Nerven.

Im Sommer, bei einer Temperatur von etwa 25° C, verliert der Nerv seine Erregbarkeit ziemlich schnell. Das Präparat verlor, gleichgültig ob es in 2-proz. NaCl-Lösung, oder in Seewasser, oder in 2-proz. NaCl + 2-proz. Harnstofflösung, oder selbst im Blutserum des Tieres gehalten wurde, seine Erregbarkeit stets nach etwa 2 Stunden; Abkühlung schien unter diesen Umständen keinen großen Vorteil zu haben. Einen deutlich günstigen Einfluß dagegen übte Sauerstoff aus. Das Präparat behielt in den obigen Flüssigkeiten bei Durchleitung von Sauerstoff seine Erregbarkeit durch mehr als 8 Stunden nach der Bloßlegung.

c) Die Funktionen der Gehirnzentren auf Grund von Abtragungs- und Reizungsversuchen.

Wird einem Haifische (*Scyllium canicula*) das Großhirn abgetragen, so sind nach STEINER (170) überhaupt keine Ausfalls-

erscheinungen in den Nervenfunktionen nachweisbar. Dasselbe gilt auch für die Knochenfische. Verschiedene Exemplare von *Squalius cephalus*, denen Steiner das Großhirn abtrug, vermochten monatelang weiterzuleben, ohne irgendwelche Störungen in ihren Bewegungen und Empfindungen zu zeigen: sie nahmen spontan Nahrung auf, reagierten auf die rote Farbe usw. Demnach kommt Steiner zu dem wohl etwas gewagten Schluß, daß das Großhirn der Fische keine Funktion ausübt.

Auch die Abtragung des Zwischenhirns bewirkt an *Scyllium canicula* nach Steiner keine Störung in den Bewegungen; nur scheint die „Spontanität" der Bewegungen verloren gegangen zu sein, indem die Tiere sich nur auf Reize bewegen. Nach Entfernung des Mittelhirns bleibt die Lokomotion ebenfalls vollkommen normal, nur ist sie nicht so andauernd, und der Fisch kommt gelegentlich unter Verlust des Gleichgewichtes auf die Seite oder den Rücken zu liegen. Der Umdrehreflex ist jedoch erhalten.

In einer ersten Versuchsreihe fand ferner Steiner, daß Abtrennung des Rückenmarks von der Med. oblongata (Nackenmark) jede Lokomotionsfähigkeit bei erhaltener Atmung aufhebt; infolgedessen nahm er an, daß auch für die Fische (wie beim Frosche usw.) das „allgemeine Lokomotionszentrum" des Körpers in die Med. oblongata zu verlegen ist.

In einer späteren Versuchsreihe fand Steiner jedoch (nachdem er inzwischen die Gehbewegungen des Rückenmarks der Eidechse [vgl. unten] kennen gelernt hatte), daß auch spinale Haifische (*Scyllium canicula* und *Mustelus laevis*) und selbst ihr abgeschnittener Schwanz imstande sind, koordinierte Schwimmbewegungen auszuführen. Zur Deutung dieses scheinbaren Widerspruches nimmt Steiner an, daß die Lokomotionszentren des Rückenmarks den Zentren der Med. oblongata untergeordnet sind. „Das will heißen, daß, wenn Rückenmark und Gehirn miteinander verbunden werden, eine neue Maschine entsteht, welche nach gewissen allgemeinen Gesetzen tätig ist, unter denen uns hier das eine interessiert, daß das Rückenmark der Führung des allgemeinen Bewegungszentrums im Nackenmarke unterliegt und seine Selbständigkeit aufgeben muß. Löst man aber diese Verbindung, so erlangt das Rückenmark seine Freiheit wieder und vollführt die Lokomotionen, ganz wie ich es vom *Amphioxus* beschrieb."

Zwangsbewegungen, Zwangslagen und assoziierte Stellungsänderungen sah J. Loeb (108) bei Haifischen (*Scyllium canicula* und *catulus*) nach einseitiger Verletzung gewisser Teile des Mittelhirns und der Med. oblongata auftreten. Nach Exstirpation des linken Mittelhirns führt der Haifisch Reitbahnbewegungen nach rechts aus und hat die Neigung, die rechte Seite der Erde zuzukehren. Durchschneidung der rechten Seite des Nackenmarks an der Stelle des Hörnerveneintrittes führt zu Rollungen nach rechts, zu einer Neigung, die rechte Seite der Erde zuzukehren, und zu assoziierten Stellungsänderungen der Bulbi und Flossen. Nach Durchschneidung des rechten Hörnerven treten dieselben Störungen auf.

Die nach Durchschneidung des linken Mittelhirns auftretenden Reitbahnbewegungen und die nach Durchschneidung der rechten Kopfmarkhälfte auftretenden Rollungen und assoziierten Stellungsänderungen der Glieder können völlig gehemmt werden, wenn man gleichzeitig den peripheren Stamm des linken Hörnerven durchschneidet. Die

nach einseitiger Verletzung des Mittelhirns und des Kopfmarks auftretenden Störungen betreffen solche Orientierungsbewegungen, welche auch normalerweise durch Reizung des Labyrinthes ausgelöst werden. Aus diesen Tatsachen folgt mit großer Wahrscheinlichkeit, daß die als Gleichgewichtszentren bezeichneten Stellen des Gehirns, deren einseitige Durchschneidung Orientierungsstörungen verursacht, diese Eigenschaft lediglich dem Umstande verdanken, daß in ihnen Acusticuselemente vorhanden sind.

Nach Bethe (22) bewirkt einseitige oder doppelseitige Abtragung des Großhirns beim Haifisch (meist wurde *Scyllium canicula* zu den Versuchen verwendet) keinerlei Bewegungsstörungen. Selbst nach Abtragung des Zwischenhirns verlieren die Tiere nicht (wie Steiner angibt) die Fähigkeit, sich spontan in normaler Weise zu bewegen. Mitunter zeigen sie sogar eine besondere Ruhelosigkeit, indem sie oft den ganzen Tag mit nur kurzen Unterbrechungen umherschwimmen.

Einseitige oder beiderseitige Abtragung des Kleinhirns hat ebenfalls (wie es schon Steiner und Loeb beobachtet hatten) keine Störungen in den Lokomotionsbewegungen zur Folge.

Ausgesprochene Bewegungsstörungen treten erst bei Verletzung des Mittelhirns oder weiter hinten gelegener Gehirnteile auf.

Die Decke des Mittelhirns hat mit der Lokomotion, wie Steiner angibt, nichts zu tun. Die Verletzung der Mittelhirnbasis hat dagegen immer Bewegungsstörungen zur Folge, die sich besonders bei einseitiger Verletzung sehr deutlich zeigen. Hat man auf einer Seite (der rechten) einen Schnitt am hinteren Rande der Corpora bigemina bis auf die Schädelbasis geführt, so schwimmt das Tier sofort nach der Operation nach der entgegengesetzten Seite (nach links) im Kreise, indem es links stärkere Schläge mit dem Schwanz ausführt, und wendet dabei nicht den Bauch, sondern die linke Seite der Erde zu. Wie Loeb und Steiner schon angegeben hatten, treten außerdem eventuell auch Rollungen um die Längsachse nach links ein. Die Reitbahnbewegungen werden von Tag zu Tag stärker. Der Körper gibt dabei immer mehr die gerade Haltung auf und rollt sich links ein, so daß schließlich (auch in Ruhelage) der Kopf den Schwanz berührt oder sogar unter den Schwanz zu liegen kommt (Loeb). Ist nicht die ganze Mittelhirnbasis auf der betreffenden Seite durchschnitten, oder der Schnitt weiter vorn geführt, so sind die Erscheinungen weniger deutlich, vor allem tritt eine Kontraktur dann gewöhnlich nicht oder nur langsam ein.

Nach totaler Abtrennung des Mittelhirns von der Med. oblongata zeigen die Tiere gewöhnlich geringe Kreisbewegungen nach links oder nach rechts. Einzelne schwimmen jedoch ganz gerade aus. Die kleinen eleganten Bogen, die der normale Haifisch oft ausführt, fehlen ganz, und das Tier biegt nur aus, wenn es an die Wand stößt. Ebenso wechselt es in vertikaler Richtung nur auf Reiz die Bewegungsebene. Auch kommt es oft vor, daß das Tier zur Rückenlage umfällt (was auch Steiner beobachtete). Es schwimmt dann oft längere Zeit gewandt auf dem Rücken umher, dreht sich dann plötzlich (besonders am Boden, aber auch im freien Wasser) aktiv zur Bauchlage zurück. Die Schwimmbewegungen sind meist vollkommen koordiniert und erfolgen spontan.

Im Gegensatz zu der Angabe Steiners, daß die Abtrennung des vordersten Teiles des Kopfmarks jegliche Schwimmbewegungen aufhebt, konnte Bethe bei vielen Tieren die Med. oblongata an verschiedenen Stellen durchschneiden (von den hinteren Kleinhirnschenkeln bis zum Austritt des Vagus), ohne daß eines die Fähigkeit zu schwimmen einbüßte.

Hat die quere Durchschneidung des Kopfmarks zwischen den hinteren Kleinhirnschenkeln und der Mitte zwischen Acusticus und Glossopharyngeus stattgefunden, so tritt folgender Erscheinungskomplex auf: Setzt man die Tiere nach der Operation ins Wasser, so fangen sie meist gleich an zu schwimmen. Das Schwimmen ist etwas taumelnd, aber die Bewegungen sind vollkommen rhythmisch; die Tiere kommen gut vorwärts und erheben sich manchmal sogar ins freie Wasser. Nach einiger Zeit hören sie mit den Schwimmbewegungen auf, bleiben so eine Zeit (einige Minuten bis eine halbe Stunde) liegen und beginnen dann erst später wieder mit schwachen rhythmischen Schwanzschlägen, die stärker und stärker werden, bis der Körper durch sie fortbewegt wird. Nach einiger Zeit tritt wieder Ruhe ein, der wieder ein Stadium der Bewegung folgt. Solche Schwimmanfälle, die man entschieden als spontane bezeichnen muß, können in oft ganz gleichen Zeiträumen viele aufeinander folgen.

Diese periodisch aufeinander folgenden Erscheinungen von Erregung und Hemmung sind nach van Rynberk (142) auch dann zu beobachten, wenn ein leichtes Trauma des Rückenmarks, ja sogar wenn überhaupt abnorme andauernde periphere Reize einwirken. Der zentrale Entstehungsort dieser Erscheinungen liegt jedenfalls in den von Bethe angegebenen Grenzen.

Wird nun ein solches schwimmendes Tier am Körper gereizt, so hören nach Bethe die Schwimmbewegungen sofort auf, sie werden gehemmt. Besonders gut gelingt dies, wenn der Schnitt in der Nähe des Acusticus geführt wurde. Je stärker der Reiz, desto sicherer die Wirkung. Man kann den Körper stechen, reiben, brennen, es kommt zu keinen Schwimmbewegungen. Dagegen vermag man durch schwache Reize und auch durch etwas stärkere, wenn sie am Kopf appliziert werden, Reflexe zu erzielen. Leises Schaukeln des Wassers bringt das ruhig daliegende Tier zum Schwimmen, aber Berührung schon meist nicht mehr.

Ist der Schnitt nicht ganz symmetrisch angelegt, so treten leicht Drehungen um die Längsachse auf. Bei den vor dem Facialis Operierten werden noch bisweilen Wendungen ausgeführt, aber recht ungeschickt. Die Tiere fallen dabei sehr leicht um, vermögen sich aber auf dem Boden noch aktiv zur Bauchlage zurückzudrehen.

Durchschneidet man die Med. oblongata hinter der Mitte zwischen Acusticus und Glossopharyngeus quer, so treten die oben beschriebenen Hemmungserscheinungen nicht mehr ein. Reize werden durch lebhafte Bewegungen beantwortet und die Tiere vollführen auf Reiz und spontan Schwimmbewegungen. Dasselbe tritt, wie schon Steiner beobachtete, ein, wenn man das Rückenmark durchschneidet. Das Hintertier macht fast dauernd ganz gute Schwimmbewegungen, die oft nur schwach sind, so daß sich das Tier kaum vorwärts bewegt, und dann von Zeit zu Zeit zu einem kräftigen, etwa $^1/_2$—1 Minute dauernden Schwimmanfall anschwellen. Bei kräftigen Schwimmbewegungen bewegen die Tiere sich ein Stück weit (höchstens $1^1/_2$ m), ohne um-

zufallen, vorwärts, aber ebenso gut in Rückenlage wie in Bauchlage. Aktive Bewegungen, um aus der Rückenlage in Bauchlage zu gelangen, hat BETHE nie bemerkt, auch nicht am Boden. Sie schwimmen und liegen am Boden in der ihnen zufällig erteilten Lage, auch noch wochenlang nach der Operation.

Bezüglich der Zwangsbewegungen nach der operierten Seite, die nach einseitiger Verletzung der Medulla eintreten, konnte BETHE die obigen Angaben STEINERS und LOEBS im allgemeinen bestätigen. Außerdem beobachtete er, daß Reitbahnbewegungen auch bei Durchschneidung hinter dem Acusticus eintreten können. Es ist aber richtig, daß Reitbahnbewegungen bei Durchschneidung vor dem Acusticus, Rollbewegungen bei Durchschneidung hinter dem Acusticus prävalieren. Ist der Schnitt auf der Höhe des hinteren Kleinhirnschenkels geführt, so ist von Rollungen fast nichts mehr zu bemerken, aber auch die Reitbahnbewegungen sind nur gering.

Nach einseitiger Durchschneidung des hintersten Teiles des Kopfmarks hinter dem Vagusaustritt zeigen die Tiere andererseits keine Rollbewegungen mehr, was schon STEINER und LOEB beobachtet hatten. Sie schwimmen lange Strecken elegant und gerade, biegen gut nach rechts und links, oben und unten aus und machen zunächst den Eindruck normaler Tiere. Die Störungen sind also gering. aber doch deutlich wahrnehmbar. Sie sind auffallend denjenigen ähnlich, die derselbe Autor an Arthropoden feststellte (vgl. dieses Handbuch p. 286, 291 f., 322, 327), denen eine Schlundkommissur durchschnitten war, nur daß dort alles viel deutlicher ist. Die unoperierte, mit dem Gehirn direkt verbundene Seite des Körpers ist kräftiger als die andere. Der Hai, dem die Med. oblongata hinter den Vagi ganz durchschnitten wurde, macht wie der hirnlose Krebs dauernd Progressivbewegungen. Diese Hemmungslosigkeit zeigt sich wie dort auch bei einseitiger Unterbrechung (nur nicht so deutlich), so daß die operierte Seite noch Schwimmbewegungen macht, wenn die andere schon zur Ruhe gekommen ist, wodurch eine Kreisbewegung nach der operierten Seite entsteht.

Nach Durchschneidung des einen Acusticus rollen die meisten Haie in den ersten Tagen nach der Operation bei jeder Progressivbewegung nach der operierten Seite. Doch ist dies nicht unbedingt der Fall, und diejenigen Tiere, welche in den ersten Tagen dauernd rollen, hören hiermit allmählich auf, wenn sie spontan oder auf leichten Reiz schwimmen. Bei Einwirkung stärkerer Reize bekommen sie jedoch einen Rollanfall. Auch die von LOEB beschriebene abnorme Stellung der Flossen und Augenverdrehung sind nach BETHE keine absoluten Zwangsstellungen, sondern wie die Rollbewegungen durch ungleichmäßige Innervation beider Seiten zu erklären. Die von LOEB beschriebenen Reitbahnbewegungen konnte BETHE nur ausnahmsweise beobachten.

Verschiedenartige Versuche mit Längsspaltung und Durchschneidung der Med. oblongata führten zu Resultaten, die für einen gemischten Ursprung der Rückenmarksanteile der Acustici im Kopfmark sprechen.

Ausfallserscheinungen nach Fortnahme des ganzen oder halben Kleinhirns konnten von F. CORSO (51), STEINER, LOEB und BETHE nicht festgestellt werden. Wurde neben der Kleinhirnexstirpation noch ein Acusticus (oder beide Acustici, oder das Kopfmark hinter

dem Vagus halb) durchschnitten, so wurden dann nach Bethe die Brustflossen maximal gespreizt gehalten, so daß sie senkrecht zur Körperachse standen. Ihre Muskeln waren stark tonisch kontrahiert.

Durch einige weitere Versuche suchte Bethe schließlich die Nachwirkung asymmetrischer Operationen an den vorderen Teilen des Zentralnervensystems auf die tieferen Zentren festzustellen.

J. H. Hyde (93) suchte unter Anwendung der Durchschneidungsmethode die Lokalisierung der Atemzentren in der Medulla oblongata der Rochen (*Raja*) festzustellen. Der Typus der Atemzentren dieser Fische stellt eine Zwischenstufe zwischen der einfachen Segmentalanordnung der Nervenzentren dar, welche bei den Wirbellosen (vgl. p. 283 f.) die koordinierten Atembewegungen vermitteln, und den komplizierteren und differenzierten Atemzentren der höheren Wirbeltiere. Bei *Raja* gibt es keine Stelle der Med. oblongata, deren Zerstörung den dauernden Atemstillstand und Tod herbeiführt, wenn die unmittelbaren Effekte des Shocks durch künstliche Atmung beseitigt werden. Jede Läsion der Med. oblongata vermag die Atembewegungen teilweise oder gänzlich für kürzere oder längere Zeit zu hemmen. Diese Shockwirkungen können abgekürzt oder vermieden werden, wenn das Tier kräftig ist, wenn ein Anästhetikum (z. B. Aether) während der Operation vorsichtig verabreicht wird, usw.

Die Atemzentren liegen in bestimmten sensiblen bzw. motorischen Herden der Med. oblongata. Die sensiblen Neuronen (des VII., IX. und X. Kopfnerven) liegen im Lobus vagi; die motorischen Zellen und Fasern befinden sich in einer mehr ventral gelegenen Gegend, nämlich in dem Fasciculus longitudinalis posterior.

Jedes Ganglion regelt die Tätigkeit derjenigen Atemmuskeln, mit denen es segmental verbunden ist, und vermag von selbst Impulse auszusenden, welche rhythmische koordinierte Atembewegungen zur Folge haben.

Die Med. oblongata kann sowohl vom Rückenmark, wie von den höheren Hirnteilen abgetrennt oder in der Mittellinie längs gespalten werden, ohne daß dadurch die Tätigkeit der Atemzentren zum Stillstand kommt. Jede Hälfte des Kopfmarks vermag die Atembewegungen der entsprechenden Hälfte auszulösen, doch kann der Rhythmus der beiden Hälften zeitweise verschieden sein.

Die einzelnen Ganglien können in zwei oder drei Abschnitte geteilt werden; jeder vermag dann zeitweise einen eigenen Rhythmus zu zeigen, es kann aber auch vorkommen, daß bei allen die Tätigkeit nach der gleichen Ordnung weitergeht.

Das Spritzloch und der erste Kiembenbogen, die vom VII. und IX. Kopfnerven versorgt werden, bzw. die letzten vier Kiembenbögen, die vom X. Kopfnerverven innerviert werden, zeigen einen unabhängigen Rhythmus, wenn ihre Zentren durch Längs- und Querschnitte von den übrigen isoliert werden. Sie vermögen auch nach Zerstörung aller übrigen Zentren ihre Tätigkeit noch fortzusetzen.

Isolierte Kopfzentren (Med. oblongata) von *Scyllium canicula* vermögen längere Zeit zu überleben, d. h. Atembewegungen zu vermitteln, wenn sie nach Entfernung der Schädelkapsel in einer Atmosphäre von reinem Sauerstoff gehalten werden, als wenn sie in einer Atmosphäre von Luft, oder ohne Freilegung des Gehirns in einer

Atmosphäre von O_2 aufbewahrt werden. Hierin sieht BAGLIONI (13) einen neuen Beweis für die Annahme, daß die Nervenzentren aller Tiere ein größeres Sauerstoffbedürfnis aufweisen, als die übrigen Tiergewebe. Aehnliche Versuche wurden von A. KOULIABKO (101) ausgeführt, der sich der Methode der Durchspülung mit LOCKEscher Lösung bediente und verschiedene Fische (Cyclostomen, Ganoiden und Knochenfische) untersuchte. Er fand unter anderem, daß sich die verschiedenen Fische, sowie die verschiedenen Zentren der Sauerstoffsentziehung (bzw. der Sistierung des künstlichen Kreislaufes) gegenüber verschieden verhalten.

d) Funktionen der Rückenmarkszentren.

STEINERS Versuche an Rückenmarkstieren (Haifische, Tritonen, Frösche, Eidechsen) betreffen die Reflexbewegungen, welche an frisch enthaupteten Tieren durch lokal auf die Haut wirkende Wärmereize (mit einer Kerzenflamme oder konzentrierten Sonnenstrahlen) ausgelöst werden können. Er fand, daß beim geköpften Haifisch, entgegen der bekannten Beobachtung PFLÜGERS beim Aal (der den Rumpf stets von der Flamme wegkrümmt), die Reizung des Rumpfes nicht eine, sondern zwei aufeinander folgende entgegengesetzte Bewegungen erzeugt, so zwar, daß der Rumpf sich erst von der Flamme entfernt, um sich ihr bald darauf zu nähern (gelegentlich tritt auch das Umgekehrte ein). Nur wenn die Reflexerregbarkeit des Präparates etwa 2 Stunden nach der Köpfung gesunken ist, tritt eine einzige Reflexbewegung auf, die ähnlich ist, wie beim Rückenmarksaal. Auch beim Aale und Neunauge (*Petromyzon fluviatilis*) läßt sich übrigens durch geeignetes Versuchsverfahren Aehnliches nachweisen.

Nach A. BICKEL (25) vermag der dekapitierte Aal sofort nach der Operation stundenlang normale Schwimmbewegungen auszuführen. Zwei Symptome aber unterscheiden nach BICKEL den Fisch, der nur noch im Besitze des Rückenmarks ist, von dem unversehrten. Der dekapitierte Aal ist erstens unfähig, beim Schwimmen die normale Lage im Wasser zu behaupten, und er hat zweitens die Fähigkeit verloren, rückwärts zu schwimmen.

Häufig macht der geköpfte Aal ferner nach BICKEL auch schlängelnde Bewegungen auf der Stelle. Umschließt man dann mit der Hand sacht das kraniale Ende des Tieres, so kann man die Bewegungen zum Stillstand bringen. Ein kräftiger Druck mit der Hand löst dagegen Abwehr- und Fluchtbewegungen aus. Dieser Bewegungskomplex wird so eingeleitet, daß der Aal sich nach der einen oder anderen Seite hin krümmt und das Schwanzende zwischen seinen Körper und die ihn umschließende Hand einzukeilen sucht. Die Kraft, welche das Tier dazu aufbietet, ist beträchtlich. Kneift man mit einer Pincette die Rückenflosse des z. B. in normaler Lage im Wasser dahinschwimmenden dekapitierten Aales, so führt er eine Drehung um die Längsachse des Körpers bald nach der einen, bald nach der anderen Seite hin aus, so daß der Bauch nach oben gerichtet wird. Durch Reizung der Bauchflossen kann man das Tier leicht wieder zu einer neuen Drehung veranlassen, die es in die normale Lage zurückführt.

BICKEL untersuchte dann das Verhalten von Aalen, denen er das

Rückenmark in verschiedenen Niveaus durchschnitt und die er nach Verheilung der Wunde monatelang beobachten konnte.

Das Rückenmarks- oder Hintertier eines Aales, dem das Rückenmark am Ende des den Kopf einschließenden ersten Achtels der ganzen Körperlänge durchschnitten wurde, verhält sich wie der dekapitierte Aal. Das kurze Kopftier liegt zumeist ruhig da, nicht selten nach rechts oder links leicht gekrümmt. Das Rückenmarkstier zeigt oft Schlängelbewegungen, welche, wenn sie energisch genug sind, das regungslos daliegende Kopfstück vor sich herschieben. Allmählich aber kann auch dieses zu Bewegungen veranlaßt werden, so daß man jetzt das operierte Tier beim Schwimmen nur schwer vom normalen zu unterscheiden vermag. Fixiert man dann aber das Kopfstück mit der Hand, so führt das Hintertier seine Schwimmbewegungen ruhig weiter aus. Umgekehrt vermögen aber auch in anderen Fällen primäre Bewegungen des Vordertieres das Hintertier zu Schlängel- und Schwimmbewegungen zu veranlassen. Auch auf dem Lande vermag das Rückenmarkstier, wie schon von Pflüger und anderen angegeben wurde, sich fortzubewegen. Es schiebt auch hier das meist bewegungslose Kopfstück vor sich her.

Bei der Lokomotion kommt der so operierte Aal häufig auf den Rücken zu liegen; dann fällt es dem kurzen Kopftier schwer, ja ist ihm häufig ganz unmöglich, den langen Hinterkörper in die normale Lage zurückzudrehen. Das Tier kann nicht mehr rückwärts schwimmen.

Nach Durchschneidung des Rückenmarks am Ende des ersten Viertels der Körperlänge vermag das Kopftier sich aktiv zu bewegen und das Rückenmarkstier hinter sich her zu ziehen. Wenn ein solches Tier sich zum Schwimmen anschickt, so führt das Kopftier einige energische, kurz abgerissene Schlängelbewegungen aus, die sich dann allmählich, offenbar rein mechanisch, über das ganze Tier hin fortpflanzen. Die Schwimmbewegungen unterscheiden sich dann äußerlich in nichts von denen des normalen Aales. Rückwärtsschwimmbewegungen vermag jedoch nur das Kopfstück auszuführen. Gewöhnlich behauptet das Tier die normale Bauchlage im Wasser; kommt es gelegentlich auf den Rücken zu liegen, so kostet es ihm Mühe, seine Lage zu korrigieren.

Nach Durchschneidung des Rückenmarks in der Mitte oder am Ende des dritten Viertels der Körperlänge sind im wesentlichen dieselben Erscheinungen wie bei den vorhergehenden Tieren zu beobachten. Nur vermag hier das Kopftier leichter die Lokomotion des ganzen Tieres einzuleiten und sich aus der Rückenlage in die Bauchlage zu drehen. Bei dem leicht auszulösenden Rückwärtsschwimmen wird das Hintertier bewegungslos vorgeschoben.

Endlich untersuchte Bickel Aale mit verkürztem Rückenmark, indem er den Tieren das Rückenmark der kaudalen Hälfte oder das mittlere Drittel desselben mit einem Drahte ausbohrte. Die äußere Form der Ortsbewegung wird bei allen diesen Tieren in auffällig geringfügigem Maße zerstört.

In einer zweiten Versuchsreihe wiederholte A. Bickel (28) bei verschiedenen Süßwasserfischen (wie Schleien, Weißfischen usw.) dieselben Experimente wie beim Aale. Da die Durchschneidung des Rückenmarks bei diesen Tieren immer eine sehr tiefe Rückenwunde unvermeidlich machte, und da diese letztere im Gegensatz zu den entsprechenden Eingriffen beim Aal niemals ausheilte, war es ihm

unmöglich, die Tiere längere Zeit am Leben zu erhalten. Die längste Lebensdauer betrug 20 Tage.

Fische, denen das Rückenmark am kaudalen Ende des ersten (kranialen) Fünftels der Gesamtlänge der Cerebrospinalachse quer durchschnitten wurde, können das erste Brustflossenpaar noch vom Gehirn aus innervieren. Sie vermögen nicht mehr ihre normale Lage zu behaupten. Durch Schlängelbewegungen, die das Kopfstück einleitet und die sich mechanisch über den ganzen Körper fortpflanzen, vermögen sie sich fortzubewegen. Das erste Brustflossenpaar arbeitet dabei mit. Bei der Lokomotion sowohl als auch in der Ruhe liegen die Tiere fast ausnahmslos auf der Seite, auf die sie der Zufall geworfen hat. Rückwärtsschwimmen tritt nicht auf.

Hautreize werden von dem Rückenmarkstiere lebhaft durch entsprechende Bewegungen beantwortet. Kneift man das Tier in den Schwanz, so schlägt es mit dem Körper hin und her, als ob es sich aus der fesselnden Hand befreien wollte. Dasselbe findet statt, wenn man das Tier am Rumpfe erfaßt und aus dem Wasser nimmt. Legt man es auf die trockene Erde, so ist es in manchen Fällen schwer, den operierten Fisch seinem Benehmen nach von einem normalen unter gleichen Verhältnissen zu unterscheiden. Thermische und elektrische Reize lösen ebenfalls heftige Reflexbewegungen aus.

Fische, bei denen die Querdurchtrennung des Rückenmarks auf das kaudale Ende des zweiten Fünftels fiel, vermögen die beiden Brustflossenpaare vom Gehirn aus zu innervieren. Die Lokomotion wird durch Schlängelbewegungen des Vordertieres bewerkstelligt, die sich mechanisch auf das Hintertier fortsetzen; die beiden Brustflossenpaare arbeiten mit. Beim Schwimmen behaupten die Tiere annähernd ihre normale Gleichgewichtslage. Nach Aufhören der Bewegungen verharren sie zwar noch einige Augenblicke in ihrer regelrechten Stellung, sinken aber dann auf die eine oder andere Seite um. Beim Uebergang aus der Ruhe zur Lokomotion muß sich der Fisch jedesmal von neuem seine normale Körperstellung gewissermaßen erst erkämpfen.

Die vom Rückenmarkstier gezeigte Reflextätigkeit ist wesentlich dieselbe wie im vorangehenden Fall.

Wenn die Querdurchschneidung des Rückenmarks am kaudalen Ende des dritten oder vierten Fünftels erfolgt ist, so behaupten die Fische sowohl während der Ruhe beim „Stehen“ im Wasser, als auch bei der Ortsbewegung ihre normale Lage.

Die Erscheinung, daß bei all den Versuchen im Gegensatz zum Aale nie spontane Lokomotionsbewegungen der Rückenmarkstiere beobachtet wurden, wird von Bickel auf die Kürze der Beobachtungsdauer zurückgeführt.

B. Nervensystem der vegetativen (visceralen) Funktionen (mit Ausschluss der Kreislaufsorgane).

Nach Bottazzi (38), der Reizungsversuche am visceralen Nervensystem der Selachier (*Torpedo, Scyllium*) ausgeführt hat, bewirkt die Reizung der Med. oblongata oder des visceralen Astes des N. vagus starke Kontraktionen der kreisförmigen Muskulatur des Oesophagus. Dagegen erzeugt weder die Reizung des ersten Sympathicusganglions, noch die des oberen Abschnittes des Rückenmarks eine deutliche Kontraktion oder Hemmung der Oesophagusmuskulatur.

Das erste Sympathicusganglion und die obere (vordere) Partie des Rückenmarks, von der die ersten 10—15 Nn. spinales entspringen, versorgen die Muskeln des Magens einschließlich seines langen Pylorusteiles, sowie einen Teil oder vielleicht den ganzen Spiraltraktus des Darmrohres mit motorischen Fasern. Dieselben Teile erhalten ferner auch aus dem visceralen Ast des N. vagus motorische Fasern. Hemmungsnerven konnten von Bottazzi nirgends einwandsfrei nachgewiesen werden.

Auf Grund der Ergebnisse von Nikotin-Versuchen ist es sehr wahrscheinlich, daß eine gewisse, individuell veränderliche Zahl präganglionärer Fasern durch die Sympathicusganglien hindurchgeht, ohne mit den Ganglienzellen derselben in Verbindung zu treten.

Der Endabschnitt des Darmes, die Kloake, der Uterus geraten in lebhafte Bewegungen, wenn man den Rückenmarksabschnitt reizt, aus dem ungefähr die Nerven 45—48 abgehen.

Das Zentrum der koordinierten Bewegungen der Kopulationsorgane der Selachier liegt im Abschnitt des Rückenmarks, aus dem etwa die Nerven 60—70 entspringen.

Zwischen dem oberen Abschnitt des Rückenmarks, von dem die ersten 12—15 Nerven abgehen, und dem Abschnitt, aus welchem die motorischen Fasern für das Rectum, die Kloake und den Uterus entspringen, liegt eine lange Strecke, deren Reizung keinerlei Bewegungen in den Eingeweiden zur Folge hat.

Zweiter Teil. Amphibien.

Von den zahlreichen, besonders am Frosch angestellten Untersuchungen seien im folgenden ausführlich vor allem jene berücksichtigt, welche die Funktion der Nervenzentren zum Gegenstand haben.

I. Peripheres Nervensystem.

Nervenenden. Es fehlt bisher an einer eingehenden Analyse der Funktionen der verschiedenen sensiblen, d. h. reizaufnehmenden Nervenenden (sog. Rezeptoren) der Haut. Allgemein bekannt ist, daß die Amphibien auf mechanische (Druck-), elektrische und chemische Reize, die auf ihre Haut appliziert werden, deutlich reagieren. Wärmereize sind ebenfalls wirksam, wenigstens wenn die Temperatur einen ziemlich hohen Grad erreicht. Ob und wie Kältereize wirksam sind, wurde dagegen bisher nicht untersucht. Daß die Lichtreize auch bei Amphibien nicht bloß vom spezifisch differenzierten Sinnesorgan empfunden werden, sondern auch auf die Nervenenden der Haut wirken, wurde verschiedentlich nachgewiesen. Nach Graber (79) und Dubois (58) sind die Hautnervenenden von *Triton* und *Proteus* lichtempfindlich. Wird beim Frosch die Reflexerregbarkeit der niederen Zentren durch chemische Hirnreizung (Applikation von Fleischextrakt auf das Gehirn) derartig erhöht, daß leise Geräusche heftige Bewegungen der Bulbi und der Hinterbeine auslösen, so kann nach Ausschaltung des Gesichtssinnes sowohl die

dunkle Wärme als das kalte Licht von der Haut aus Reflexbewegungen hervorrufen (Korány, 99).

Rana pipiens reagiert auf Lichtwirkung, indem sie die hellere Gegend aufsucht (sog. „positiver Phototropismus"), sowohl wenn ihre Augen frei und die Körperhaut bedeckt ist, als umgekehrt, wenn ihre Augen exstirpiert sind und die Körperhaut dem Licht ausgesetzt wird (G. H. Parker, 130).

Daß die Reizung der Nervenenden in der Haut beim Rückenmarksfrosche wesentlich andere (koordinierte) Reflexe (Abwischbewegungen) hervorruft, als die künstliche elektrische Reizung der entsprechenden bloßgelegten Hautnerven, wies A. Fick (67) auf Grund der von A. Erlenmeyer ausgeführten Untersuchungen nach. Es besteht also auch hier derselbe wesentliche Unterschied bezüglich der Effekte zwischen den sog. adäquaten und nicht-adäquaten Reizformen, wie beim Menschen.

Nervenstämme. Am Froschischiadicus wurden bekanntlich durch Ableitung von Aktionsströmen, sowie durch Anwendung der myographischen Methode von Helmholtz von einer großen Zahl von Forschern die ersten und die eingehendsten Erfahrungen über die Erregbarkeit und die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregung und deren Beeinflussung durch verschiedene äußere Bedingungen (Gifte, Temperatur etc.) sowie durch innere Vorgänge (Ermüdung, Erholung usw.) gesammelt. Die Aufzählung der einschlägigen Untersuchungen und Ergebnisse würde uns hier aber allzuweit führen. Wir müssen uns darauf beschränken, den Leser diesbezüglich auf die Handbücher der Physiologie des Menschen zu verweisen, wo dieser Gegenstand meist ausführlich abgehandelt wird.

II. Zentralnervensystem.

A. Funktionen des Gehirns.

1. Untersuchungen von Goltz. Goltz (75) verdanken wir die erste eingehende Analyse der Ausfallserscheinungen, die nach Abtrennung der verschiedenen Hirnteile des Frosches feststellbar sind. Bei dieser Untersuchung wurde er hauptsächlich von der damals viel umstrittenen Frage nach dem Sitz der Seele des Frosches geleitet. Die Hauptergebnisse von Goltz können folgendermaßen zusammengefaßt werden:

a) Der des Großhirns beraubte Frosch unterscheidet sich von einem unversehrten hauptsächlich durch den Mangel an sogenannter freiwilliger oder spontaner Fortbewegung. Zeichnet man einen Kreis mit Kreide auf den Tisch und bringt das großhirnlose Tier innerhalb desselben, so wird man es nach 24 Stunden zusammengetrocknet noch an demselben Platze vorfinden. In manchen Fällen hatte es zwar den Platz verlassen, war aber in unmittelbarer Nähe, so daß es nur eine Ortsveränderung von wenigen Zoll vorgenommen hatte. Dies war namentlich dann der Fall, wenn das Tier den Strahlen der sommerlichen Sonne ausgesetzt wurde.

Weitere wichtige Ausfallserscheinungen sind im Gebiete des Gesichtssinnes feststellbar. Der großhirnlose Frosch wird weder durch rote Farbe noch durch in seiner Nähe fliegende Insekten zu den bekannten Schnappbewegungen veranlaßt, obwohl er nicht vollkommen

blind ist. Denn wenn er durch künstliche Reizung seiner Haut zu Sprungbewegungen angeregt wird, umgeht er vor seine Augen gesetzte Hindernisse regelmäßig. Großhirnlose Frösche sind ferner nicht imstande, während der Begattungszeit selbständig ein Weibchen aufzusuchen. Wird ihnen ein solches an die Brust gelegt, so geht dann die Begattung vor sich (vgl. p. 384 f.). Auf künstlich applizierte direkte Reize reagiert der großhirnlose Frosch mit verschiedenen Reflexen. Berührt man das Tier irgendwo leise, so macht es meistens gar keine Bewegung. Wird es stärker angefaßt, gekniffen oder gestochen, so folgen die bekannten Abwehrbewegungen (s. unten). Wirkt der Reiz noch kräftiger, so beobachtet man eine Fortbewegung des ganzen Körpers; und zwar ist diese eine kriechende, wenn der Reiz minder kräftig war; ist der Reiz sehr stark oder wird er oft wiederholt, so springt das Tier in Sätzen davon.

Mitunter läßt sich die Gesetzmäßigkeit, mit der die verschiedenen Bewegungsakte je nach der Stärke des Reizes aufeinander folgen, sehr deutlich nachweisen. Berührt man die Hornhaut des Auges mit einer Nadel, so ist die erste und nächste Bewegung die, daß der großhirnlose Frosch das Augenlid schließt. Wiederholt man mehrmals hintereinander dieselbe Reizung, so schlägt das Tier die Nadel mit dem Vorderfuße derselben Seite fort. Das ist die zweite Form der Reaktionsbewegung. Bei fortgesetzter und intensiverer Mißhandlung des Auges wendet er den Kopf und den oberen Teil des Rumpfes nach der entgegengesetzten Seite und wechselt endlich, wenn der Reiz oft wiederholt und verstärkt wird, den Platz.

Der großhirnlose Frosch vermag die obigen komplizierten und zweckmäßigen Bewegungen auszuführen, auch wenn man ihm den Gebrauch eines hierzu wichtigen Teiles seines Körpers, z. B. einer hinteren Extremität, unmöglich macht. Goltz nähte z. B. einem solchen Frosch die rechte hintere Gliedmaße so fest an den Rumpf an, daß sie zur Fortbewegung ganz unbrauchbar wurde. Der Frosch vermochte trotzdem beim Kriechen den ihm in den Weg gelegten Gegenstand zu umgehen. Er weiß (schließt Goltz) trotz des störenden Eingriffes in das Getriebe seiner Muskelapparate mit dem Rest der Kräfte, die ihm übriggeblieben sind, einen bestimmten Zweck, die Vermeidung des Hindernisses zu erreichen. Diese Fähigkeit, nach den gegebenen, eventuell neuen Bedingungen die innerhalb der Zentren vor sich gehenden Innervationsvorgänge zweckmäßig abzuändern, nennt Goltz zentrales Anpassungsvermögen und deutet dasselbe als einen Beweis von Seelenvermögen. Dies zentrale Anpassungsvermögen erklärt Goltz demnach als eine Summe von Selbstregulierungen.

So vermag der großhirnlose, ebenso wie der unversehrte Frosch, den man in ein mit Wasser gefülltes Gefäß einsperrt, und dem man den Weg zur Wasseroberfläche künstlich erschwert, durch die Atemreize zu Schwimmbewegungen angeregt, mit Geschick den richtigen Ausweg zu finden.

b) Der großhirnlose Frosch zeigt das Bestreben, eine gegebene Stellung zur Außenwelt festzuhalten. Setzt man den Frosch auf eine Scheibe, welcher man eine kreisförmige Drehung nach rechts erteilt, so wird er sich fortwährend nach links herum drehen und so die ursprüngliche Lage im Raum behaupten. Neigt man das Brett, auf dem der Frosch sitzt, so daß er in Gefahr gerät, auf der schiefen Ebene hinabzugleiten, so reagiert der Frosch immer mit zweckmäßigen Be-

wegungen seines Körpers, die sein Hinabstürzen vermeiden. Er beugt zunächst den Kopf ganz nach vorn über und nähert dadurch den Schwerpunkt seines Körpers der Unterstützungsfläche. Hebt man das viereckige Brett noch steiler empor, so kriecht er die schiefe Ebene hinan und setzt sich, wenn das Brett senkrecht auf dem Tische steht, auf die frei emporragende Kante usw. (Fig. 43).

Der großhirnlose Frosch weiß mit großem Geschick selbst in mißlicher Lage das Gleichgewicht (d. h. seine normale Körperstellung) zu erhalten. Zur Ausführung der eben geschilderten Balancierkünste benötigt das Tier nicht das Sehvermögen. Ein Frosch, dem man außer dem Großhirn auch noch die Augen genommen hat, verfährt genau ebenso wie das sehende Tier. Ganz unversehrte Tiere eignen sich zu vergleichenden Versuchen nicht, weil sie schleunigst die Flucht ergreifen. Dagegen unterscheidet sich ein geblendeter Frosch, der das ganze Gehirn besitzt, in dieser Hinsicht in nichts von einem großhirnlosen Tier. Auch bei der Ausführung dieser Balancierbewegungen ändern störende Eingriffe in dem Mechanismus der Gliedmaßen des Tieres nichts.

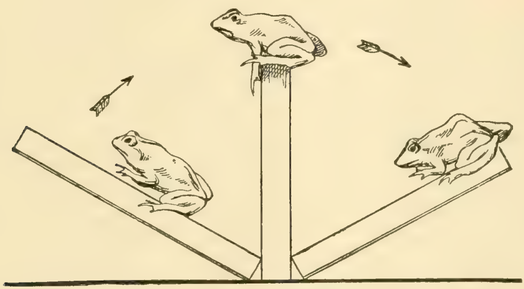


Fig. 43. GOLTZscher Versuch an dem großhirnlosen Frosch, der auf einem geneigten Brett hinauf- oder hinuntersteigt.

Das Zentrum dieser Bewegungen liegt in den Lobi optici, denn nach Abtragung derselben gehen sie völlig verloren. Ein derartig verstümmeltes Tier, das also von den großen Nervenzentren nur noch das Kleinhirn, das verlängerte Mark und das Rückenmark besitzt, vermag noch zu springen oder zu kriechen, wenn es stark gereizt wird (obwohl seine Bewegungen dabei plump und unbeholfen sind); auf geneigter Fläche stürzt es aber wie ein Mehlsack herab. In ähnlicher Weise negativ fallen die beschriebenen Versuche auch dann aus, wenn man, ohne das Gehirn wegzunehmen, bloß die Vierhügel von oben her durch wiederholte Einschnitte zerstört.

Die Reize der Außenwelt, die nach GOLTZ dabei die maßgebende Rolle spielen, sind die von dem Tastsinn der Haut aufgenommenen Druckreize. „Die Fähigkeit, das Gleichgewicht zu behaupten, geht sogleich verloren, wenn man dem Tier z. B. die Haut von den hinteren Gliedmaßen abzieht.“

Schon J. CAYRADE (48) hatte übrigens, wie GOLTZ bemerkt, beobachtet, daß Abtragung der Vierhügel der Ruhestellung wie der Fortbewegung einen unbeholfenen Charakter verleiht.

c) Umdrehreflex. Dieser Reflex ist an das Vorhandensein des Kleinhirns, der Med. oblongata und des Rückenmarks gebunden. Er tritt auch dann ein, wenn man die Drehbewegungen künstlich erschwert, indem man z. B. eine hintere Gliedmaße an den Rumpf festnäht. Der enthauptete Frosch, der also von den großen Nervenzentren nur noch das Rückenmark besitzt, vermag, in die Rückenlage gebracht, sich nicht mehr von selbst in die Bauchlage zurückzudrehen.

d) Der enthirnte Frosch ist ferner nicht mehr imstande, Kriech- oder Hüpfbewegungen auszuführen. Zwar kann man auch an enthaupteten Tieren nach kräftigen Reizen wahrnehmen, daß durch ein plötzliches ruckweises Ausstrecken der Hinterbeine der ganze Körper von der Stelle gerückt wird, allein die genauere Beobachtung lehrt, daß dies keine wohlgeordnete Sprungbewegung ist.

Wird nun einem Frosch, bei welchem das Großhirn und die Vierhügel abgetragen wurden, und der imstande ist, zu kriechen und zu springen, noch das Kleinhirn entfernt, so verliert er nach Goltz die Fähigkeit der Lokomotionsbewegungen. „Das Kleinhirn des Frosches ist also Zentrum für die Fortbewegung des gesamten Körpers.“ Man setze einen Frosch, welchem man von den Nervenzentren bloß das Rückenmark und verlängerte Mark gelassen hat, in eine flache Schale und pinsele dem Tiere an vielen Stellen der Haut Essigsäure auf. Man sieht die wildesten und mannigfaltigsten Wisch- und Reibebewegungen, aber das Tier verläßt nicht seinen Standort. Setzt man ein solches Tier in ein flaches Gefäß, welches konzentrierte Kochsalzlösung enthält, so wird er ähnliche wilde Wischbewegungen machen, aber nicht durch einen Satz dem peinigenden Bade zu entrinnen vermögen.

Das Kleinhirn ist jedoch nicht das ausschließliche Zentrum für die Lokomotionsbewegungen. Denn auch die vor dem Kleinhirn gelegenen Hirnteile haben die Fähigkeit, unabhängig vom Kleinhirn Fortbewegungen des gesamten Körpers zu veranlassen. „Legt man nämlich bei einem Frosch das Gehirn bloß und entfernt man mit größter Vorsicht nur das kleine Gehirn, während man die Umgebung möglichst schont, so verliert der Frosch keineswegs das Vermögen, sich fortzubewegen, aber die Bewegungen haben dann nicht das Wohlgeordnete der Bewegung unversehrter Tiere, sondern einen eigentümlich schwankenden, unsicheren Charakter, wie dies Flourens richtig auf Grund ähnlicher Erfahrungen bei höheren Tieren beschrieben hat. Hiernach darf man vermuten, daß das Zentrum der Fortbewegung außer in dem Kleinhirn auch noch in dem benachbarten Teil der Vierhügel des Frosches gelegen ist.“

Goltz' Einteilung der durch die Zentren vermittelten Bewegungen. Goltz schlug vor, den Ausdruck Reflexbewegungen auf diejenigen einfachen maschinenmäßigen Bewegungen zu beschränken, deren Form in keiner Weise durch den Willen oder das Anpassungsvermögen verändert werden kann. Hierzu rechnete er z. B. das Quaken des großhirnlosen Frosches nach Streicheln des Rückens. Das Reflexquaken kann erfolgen oder ausbleiben, es kann schwächer oder stärker sein, je nach den Umständen, aber es bleibt in jedem Fall, wenn es ertönt, im wesentlichen immer derselbe Akt, hervorgebracht durch dieselbe Anordnung von Muskeltätigkeit. Zu den reinen Reflexbewegungen zählte er ferner: Niesen, Schluchzen, Husten, Gähnen usw.

„Für die anderen Bewegungen (fährt Goltz fort), auf deren Form und Anordnung Wille oder Anpassungsvermögen einen Einfluß haben, fehlt uns ein Name.

Ich schlage vor, diese Bewegungen ‚Antwortsbewegungen' zu nennen, weil darunter hauptsächlich diejenigen Bewegungen begriffen werden, durch welche das Tier auf von außen herandringende Reize antwortet. Eine Antwortsbewegung ist es, wenn der des Großhirns beraubte Frosch forthüpft, sobald ich ihn reize. Die Form der Antwortsbewegung wird bestimmt sowohl durch äußere Verhältnisse als durch die Lage, in der sich der Tierkörper befindet, und den Umfang der Mittel, über welche er verfügt. Das dem Zentralorgan, welches die ‚Antwortsbewegung' leitet, innewohnende Anpassungsvermögen bewirkt die Regulierung, welche erforderlich ist, um mit den vorhandenen Mitteln einen bestimmten Zweck zu erreichen. Die Bewegungen zur Erhaltung des Gleichgewichtes, die Bewegungen, vermittels derer die Rückenlage in die Bauchlage umgewandelt wird, zähle ich zu den ‚Antwortsbewegungen', weil ihre Form nicht konstant, sondern durch das Anpassungsvermögen bestimmbar ist .... Als dritte Klasse von Bewegungen würde ich noch die aufstellen, welche wir freiwillige oder spontane nennen." Die drei Klassen von Bewegungen sind also:

1) Einfache Reflexbewegungen, bei welchen der auf einen Reiz erfolgende Bewegungsakt immer dieselbe Form hat.

2) Antwortsbewegungen. Auch sie erfolgen unmittelbar auf einen Reiz, aber sie haben keine konstante Form des Bewegungsaktes, sondern dieser wird jedesmal einem bestimmten Zweck gemäß der verfügbaren Kräfte angepaßt.

3) Freiwillige oder spontane Bewegungen sind solche, welche ohne eine nachweisbare unmittelbar vorangegangene Veranlassung stattfinden.

Die sog. automatischen Bewegungen hielt Goltz für einfache Reflexbewegungen und somit unter die erste Gruppe gehörig.

Goltz selbst bemerkte ferner, daß obige Einteilung keine streng voneinander gesonderten Erscheinungsreihen betrifft, denn die Grenzen zwischen den verschiedenartigen Gruppen sind nicht scharf zu ziehen, wie überall, wo es sich um Einteilung organischer Prozesse handelt. „Zwischen den einfachen Reflexbewegungen und den Antwortsbewegungen, welche nach meiner Ansicht als sehr verwickelte Reflexbewegungen aufgefaßt werden können, sind wahrscheinlich Uebergänge vorhanden. Die sog. freiwilligen Bewegungen sind wiederum, streng genommen, nur eine Abteilung der Antwortsbewegungen, da sie sich von diesen nur dadurch unterscheiden, daß bei jenen der treibende Reiz nicht immer deutlich erkennbar ist."

2. Untersuchungen von Steiner: Die Untersuchungen J. Steiners (170) über die Funktionen des Froschhirns bestanden ebenfalls in der Feststellung der Ausfallserscheinungen, die in der Ausführung der Lokomotionsbewegungen (Geh-, Spring- und Schwimmbewegungen) nach möglichst genau abgegrenzter Abtragung der einzelnen Partien des Gehirns auftreten. Dabei wurden die Störungen, die nach beiderseitiger Abtragung der Hirnabschnitte in den normalen oder geradlinigen Bewegungen entstehen, in einer ersten Versuchsreihe behandelt, während in einer zweiten Versuchsreihe die krummlinigen Bewegungen oder Zwangsbewegungen, nach einseitiger Verletzung verschiedener Hirnteile, den Gegenstand der Forschung bildeten. In einer dritten Versuchsreihe stellte Steiner schließlich einige Beobachtungen mit der horizontalen Zentrifugalscheibe an.

a) In der ersten Versuchsreihe wurden das Großhirn, das Großhirn und die Sehhügel, die Zweihügel (Mittelhirn), das Kleinhirn, der vorderste Teil des verlängerten Marks (Nackenmark), das Kleinhirn allein, die Sehhügel und das Kleinhirn zusammen, einzelne Teile der Zweihügel abgetragen. Auf Grund dieser Untersuchungen wären die

Zentren der willkürlichen Bewegung im Großhirn, die Zentren des Balancierens auf der schiefen Ebene, des Sprunges über Hindernisse, des Sprunges aus dem Wasser in den Sehhügeln, die Sehzentren in der Decke des Mittelhirns, die Zentren des koordinierten Schwimmens und des Quakvermögens in der Basis des Mittelhirns, die Zentren, welche dem Rückwärtsgang vorstehen, im hintersten Drittel desselben Abschnittes, die Zentren für die Lokomotion und Retrosubversion des Körpers (d. h. Umdrehung oder Lagereflex) sowie der Rotation auf der Drehscheibe und des unkoordinierten Schwimmens im vordersten Teil (Pars commissuralis) des Nackenmarks (d. h. der Med. oblongata) gelegen. Das Kleinhirn zeigt eine wenig ausgesprochene Funktion.

Einen besonderen Wert legt Steiner auf die im vordersten Teile des Nackenmarkes (so nennt er die Med. oblongata) gelegenen Zentren. Sie sollten die einzigen motorischen Zentren darstellen, welche im ganzen Gehirn vorhanden sind, und zwar sowohl für die Kopfbewegungen, wie für die vier Extremitäten und die sämtlichen Rumpfmuskeln. In den übrigen Hirnteilen wären bloß sensible Zentren vorhanden.

„Wenn aber schon an dieser Stelle sämtliche Muskeln des Körpers zu gemeinsamer Tätigkeit verknüpft werden, so sind damit alle Elemente gegeben, um daraus regelmäßige Lokomotionen abzuleiten.“ Zur Erklärung der Tatsache, „daß die Lokomotionen von Exemplaren ohne Mittelhirn gegenüber jenen mit Mittelhirn oder gar mit Sehhügeln bedeutende Unterschiede zeigen“ indem 1) die Bewegung des Frosches ohne Mittelhirnbasis auf dem Lande wesentlich plumper ist, und 2) im Wasser derselbe Frosch ausschließlich unkoordinierte Schwimmbewegungen vollführt, aber doch Bewegungen macht, durch die er nach allen Richtungen seinen Ort zu wechseln vermag, nimmt Steiner an, daß in der Zweihügelbasis nur sensible Elemente enden, „welche von hier aus ihre Impulse auf das Lokomotionszentrum im Nackenmarke übertragen, und auf diese Weise zur Erzeugung der komplizierten Lokomotionen beitragen . . . . Die sensiblen Elemente, um die es sich handeln kann, sind wohl die spezifischen Empfindungen der Haut.“

„Da weder in dem Zwischenhirn noch im Mittelhirn andere als sensible Elemente liegen, so bleibt nachweisbar das Zentrum im Nackenmark als Bewegungszentrum und sogar als einziges Bewegungszentrum des ganzen Gehirns übrig. Wir werden es deshalb als das allgemeine Bewegungszentrum des Gehirns zu schätzen haben und es fortan, um auch seine alleinige und ungeteilte Herrschaft über alle Lokomotionen des Körpers zu kennzeichnen, kurzweg das Hirnzentrum nennen.“

Steiner suchte ferner die Eigenschaften dieses Hirnzentrums genauer festzustellen. „Das Hirnzentrum ist das einzige Lokomotionszentrum des Körpers, welches alle komplizierten Bewegungen desselben nach Maßgabe der Erregungen ausführt, die ihm aus mehreren Quellen zufließen. Solche Quellen sind das Großhirn, die Sehhügel, das Mittelhirn (Decke und Basis) und das Kleinhirn . . .“ Das Hirnzentrum besitzt eine höhere Erregbarkeit als die Zentren des Rückenmarks, oder anders ausgedrückt, der Schwellenwert für das Hirnzentrum ist kleiner als jener für das Rückenmark. Solange der Reiz schwach ist, erreicht er nur den Schwellenwert für das Hirnzentrum,

und es erfolgt eine Lokomotion; ist der Reiz aber stark, so daß dadurch auch der Schwellenwert des Rückenmarks getroffen wird, so löscht die Reflexbewegung die Ortsbewegung aus, so daß zunächst nur die erstere erscheint. Innerhalb dieser beiden Extreme laufen alle Bewegungen je nach der zeitlichen Differenz der Einwirkung des Reizes ab.

Diese von vielen geschätzte, obwohl mehrfach auf hypothetischer Basis begründete vage Vorstellung eines „allgemeinen Bewegungszentrums“ bildete dann für STEINER, wie wir schon sahen, den Ausgangspunkt für die Betrachtung fast sämtlicher, doch viel komplizierteren Funktionen des Zentralnervensystems aller Tiere.

Nach STEINER werden die Schwimmbewegungen des Frosches durch den allseitigen Kontakt der Haut mit dem bewegten Wasser ausgelöst. Da aber auch ein enthäuteter Frosch, in Kochsalzlösung gebracht, vollkommen normal schwimmt [was auch ONIMUS (128) schon beobachtet hatte], so nimmt STEINER an, daß in diesem Falle die Nerven der Gelenke, der Sehnen und vielleicht auch der Muskeln durch das bewegte Wasser zu den Schwimmbewegungen angeregt werden.

Der Frosch hat ferner zu Lande und zu Wasser zwei verschiedene Ruhelagen. Setzt man nämlich den Frosch in der Landstellung aufs Wasser und regt man ihn durch irgend einen Reiz zum Schwimmen an, so nimmt er, wenn seine Bewegungen aufgehört haben, die alte Ruhelage nicht wieder ein, sondern er kommt in einer neuen Lage zur Ruhe, welche sich von der Ruhelage auf dem Lande dadurch unterscheidet, daß namentlich die Hinterbeine vom Leibe ab in horizontaler Richtung ausgestreckt werden, so daß er mit seinem Körper in dieser neuen Ruhelage auf dem Wasser eine viel größere Fläche bedeckt als in der anderen Lage. Diese Ruhelage im Wasser, welche vom Frosch nur dann gezeigt wird, wenn er Schwimmbewegungen ausgeführt hat, und durchaus fehlt, wenn man den Frosch ruhig auf das Wasser setzt, scheint nach STEINER ihre Entstehung ebenso einem Muskeltonus zu verdanken, welcher durch den Kontakt der Haut, der Gewebe usw. mit dem bewegten Wasser hervorgerufen wird, wie auf dem Lande durch den Kontakt mit der festen Unterlage.

b) In der zweiten Versuchsreihe suchte STEINER die Versuchsbedingungen festzustellen, welche die drei verschiedenen Typen der Zwangsbewegungen bewirken. Diese Typen sind:

Die Manégebewegung, welche darin besteht, daß der Frosch mit der Längsachse seines Körpers sich in der Peripherie eines Kreises bewegt;

die Rollbewegung, bei welcher der Frosch um seine Längsachse rotiert;

die Uhrzeigerbewegung, wobei der Frosch sich wie der Zeiger der Uhr auf dem horizontal liegenden Zifferblatte um sein Beckenende dreht; der Radius des entstehenden Kreises ist etwa gleich der Länge des Froschkörpers. Die Drehung erfolgt entweder im Sinne des Uhrzeigers oder in umgekehrter Richtung.

Diese drei Typen sind nun nach STEINER nicht etwa ihrem Wesen nach gleichwertig, denn es ist „die Uhrzeigerbewegung eine Reizungserscheinung, also von vergänglicher Art, während die beiden anderen Formen wahre Ausfallserscheinungen darstellen und unvergänglich sind, solange das Tier am Leben erhalten wird“.

Auf Grund der bekannten Tatsache, daß die Zwangsbewegungen nach asymmetrischer Verletzung des Gehirns und des Nackenmarks entstehen, wurden die Versuche so angestellt, daß jedesmal ein bestimmter, in anatomische Grenzlinien eingeschlossener Hirnteil einseitig vollkommen abgetragen wurde. So wurden der Reihe nach einseitig das Großhirn, der Sehhügel, der Zweihügel, das Kleinhirn entfernt und endlich eine einseitige totale Durchschneidung des Nackenmarks vorgenommen. Nach der Operation wurden die Tiere auf den Tisch gesetzt, sogleich beobachtet, jedoch ohne künstliche Reizung: die genauere Untersuchung erfolgte erst nach 24 Stunden und wurde über mindestens 2 Wochen ausgedehnt.

Seine Hauptergebnisse faßt Steiner folgendermaßen zusammen:

α) Zwangsbewegungen entstehen beim Frosche ausschließlich nach asymmetrischen Verletzungen der Sehhügel, der Basis der Zweihügel und der vorderen Hälfte des Nackenmarks.

β) Die Uhrzeigerbewegung nach Abtragung des Sehhügels ist vergänglich, daher eine Reizungserscheinung.

γ) Die Manége- und die Rollbewegung sind Ausfallserscheinungen, weil sie dauernd bestehen.

δ) Die einseitige Zerstörung des Sehzentrums erzeugt keinerlei Zwangsbewegung, obgleich eine ganze Seite dieses Zentrums mit einem Auge in Verbindung steht — die Nn. optici des Frosches sind total gekreuzt (Renzi, Blaschko, 36).

ε) Da die Frösche mit allen Formen der Zwangsbewegungen koordiniert zu schwimmen vermögen, wobei, soweit zu ersehen, sämtliche Muskeln wie bei normaler Bewegung in Tätigkeit geraten, so folgt daraus, daß nirgends eine periphere Lähmung oder tetanische Kontraktion vorhanden sein kann, sondern daß die Zwangsbewegungen, mögen sie als Reizungs- oder als Ausfallserscheinungen auftreten, durch zentrale Störung der Innervation hervorgerufen sein müssen; ein Schluß von wesentlicher Bedeutung, der sich übrigens auch schon bei Schiff unter dem etwas mißlichen Namen „zentrale Lähmung" vorfindet.

Diese Folgerung ist von Interesse, weil sie alle Erklärungsversuche der Zwangsbewegungen von der Hand weisen muß, die auf peripherer Lähmung oder auf einseitigen Konvulsionen beruhen.

η) Die Zwangsbewegungen als Ausfallserscheinungen treten nur auf äußere Reize ein (ebenfalls schon von Schiff bemerkt). Daraus folgt, daß von einem inneren Triebe, einem inneren Zwange, wie Magendie sich vorgestellt hat, zur Erklärung der anomalen Bewegung nicht die Rede sein kann. Es ist kein glücklicher Griff, wenn Vulpian diese Auffassung wiederholt, fast ein Menschenalter, nachdem schon Schiff deutlich genug die Unhaltbarkeit derselben nachgewiesen hatte. Daher ist eigentlich der Name Zwangsbewegung unrichtig, aber er hat sich so eingebürgert, und jedermann weiß so gut, was man darunter versteht, daß es besser ist, ihn beizubehalten; allerdings nur zu dem Zwecke, um damit den Komplex eigenartiger Bewegungen zu bezeichnen unter Verzicht auf die Betonung ihres Entstehens.

ϑ) Wir haben es in der Hand, jede beliebige sogenannte Zwangsbewegung zu erzeugen, d. h. wir beherrschen alle Bedingungen, welche Zwangsbewegungen hervorrufen. Wir können also erzeugen:

1. Uhrzeigerbewegung nach der verletzten und der unverletzten Seite; beide sind Reizungserscheinungen, also vergänglich und gehören ausschließlich dem Gebiete der Sehhügel an, welche in verschiedener Weise verletzt werden müssen, um die eine oder die

andere zu erzeugen. [Führt man nämlich einen Schnitt (immer bis auf die Basis) genau in der Trennungslinie zwischen Seh- und Zweihügel, so ist der Erfolg genau derselbe wie jener nach totaler Abtragung des Sehhügels, d. h. Uhrzeigerbewegung nach der unverletzten Seite. Legt man den Schnitt dagegen mitten durch den Sehhügel senkrecht zur Längsachse, so erfolgt die Uhrzeigerbewegung nach derselben Seite, d. h. nach der Seite der Verletzung.]

2. Manégebewegung nach der unverletzten und der verletzten Seite; beide sind Ausfallserscheinungen und gehören sowohl dem Gebiete der Zweihügel als dem Nackenmark an. Beide können sich mit Rollbewegungen verbinden. Wenn dies der Fall ist, so erfolgt die Rollbewegung in dem einen Falle nach derselben Seite wie die Manégebewegung, in dem anderen Falle erfolgt sie nach der entgegengesetzten Seite. Der erste Fall scheint ausschließlich dem Zweihügel, der andere dem Nackenmark anzugehören.

3. Rollbewegung nach der verletzten Seite; sie ist eine Ausfallserscheinung und gehört dem Nackenmarke sowie dem Zweihügel an. Dagegen fehlt die Rollbewegung nach der unverletzten Seite. Wie es scheint, existiert diese Kombination überhaupt nicht oder sie ist wenigstens für unsere bisherige Methode nicht erreichbar.

ι) Während im Gebiete der Zweihügel sowohl die totale einseitige Abtragung, sowie sämtliche Transversal- und Diagonalschnitte (d. h. senkrecht oder schräg zur Längsachse des Körpers gerichtete Schnitte) dauernde Zwangsbewegungen ergeben (welche Form ist gleichgültig), ergeben Parallelschnitte (d. h. in der Richtung der Längsachse des Körpers geführte Schnitte) nur vorübergehende Zwangsbewegungen. Dieser Unterschied wird von Steiner dahin erklärt, daß im ersteren Falle alle sensiblen Bahnen, die von den höheren Zentren zu dem „Bewegungszentrum" von oben nach unten, d. h. in der Richtung der Längsachse verlaufen, einseitig durchschnitten, im zweiten Falle dagegen nur zum Teil ausgeschaltet werden.

$\varkappa$) Die Manégebewegungen nach der unverletzten oder jene nach der verletzten Seite zeigen einen charakteristischen Unterschied, der darin besteht, daß der Manégekreis im zweiten Falle regelmäßig viel kleiner ist, als im ersten, vorausgesetzt, daß die Beobachtung an dem nicht ermüdeten Tiere geschieht. Ein zweiter Unterschied besteht darin, daß die Manégebewegung nach der verwundeten Seite häufig in Rollbewegung nach derselben Seite übergeht. Daraus leitet sich endlich noch der Unterschied ab, daß die Rollbewegungen, welche vom Zweihügel oder vom Nackenmarke ausgehen, obgleich sie nach derselben Richtung erfolgen, doch voneinander dadurch differieren, daß die erstere mit der Manégebewegung nach derselben Seite, die letztere, wenn sie periodisch erfolgt, mit einer Manégebewegung nach der entgegengesetzten Seite abwechseln kann und, wenn sie kontinuierlich ist, ohne jede Manégebewegung verläuft.

λ) Solange die vorderste Abteilung des Nackenmarks, die Pars commissuralis, erhalten ist, kann man durch passend im Nackenmarke angebrachte einseitige Verletzungen Zwangsbewegungen erzeugen, die aber verschwinden, wenn auch jener Hinterteil abgetragen wird. Daraus folgt, daß in jenem Teile des Nackenmarks ein allgemeines Bewegungszentrum liegen muß (vgl. oben p. 358).

Nach einer theoretischen Erörterung der Entstehung der Zwangsbewegungen gelangte Steiner zu der folgenden Auffassung, die auch

für seine an anderen Tieren ausgeführten Untersuchungen zur Feststellung des Sitzes eines „allgemeinen Bewegungszentrums“ von wesentlicher Bedeutung wurde. „Die Zwangsbewegungen sind krummlinige Bewegungen, welche durch asymmetrische Innervation von genügender Größe derjenigen Elemente entstehen, die der Lokomotion dienen. Die Asymmetrie der Innervation kann durch eine Verstärkung (Reizung) oder durch eine Verminderung (Lähmung) der normalen Innervation der einen Seite gegeben sein.“

c) In seiner dritten Versuchsreihe, Beobachtungen auf der horizontalen Zentrifugalscheibe, suchte Steiner Beweise dafür zu erbringen, „daß die Nn. acustici resp. die halbzirkelförmigen Kanäle bei dem Zustandekommen der Drehbewegungen auf der rotierenden Scheibe unbeteiligt sind“.

„Wenn wir (fügt er hinzu) nunmehr nicht die Annahme machen wollen, daß die Ganglienzellen direkt auf die Beschleunigung reagieren, da wir von derlei Leistungen der Ganglienzelle zurzeit keine Kenntnis haben, so kommen wir per exclusionem zu der Erklärung, daß die in der Richtung der Tangente wirkende Beschleunigung am Körper direkt angreift, wodurch Muskeln und Gelenke gespannt werden, die ihrerseits wieder durch eine Bewegung in entgegengesetztem Sinne reagieren. Ist die Beschleunigung eine sehr geringe, also der Reiz klein, so reagiert nur der viel erregbarere Apparat, an dem der Kopf aufgehängt ist und es erfolgen allein die Drehungen des Kopfes.“

Dieser Annahme Steiners, die er auch später an Haifischen zu verteidigen suchte, daß nämlich bei den erwähnten und auch bei den nach Abtragung oder künstlicher Reizung dieses Sinnesorganes entstehenden Zwangsbewegungen und -stellungen das Ohrlabyrinth keine wesentliche Rolle spielt, widersprechen jedoch die bekannten Untersuchungen Machs, Ewalds u. a. auf das entschiedenste.

3. Untersuchungen von Schrader: Max E. G. Schrader, ein Schüler Goltz’, suchte (151) die einzelnen Funktionen der verschiedenen Hirnteile des Frosches noch genauer festzustellen. Er bediente sich hierzu derselben Methode der Abtragung der einzelnen Teile, suchte jedoch die operierten Tiere möglichst lange am Leben zu erhalten. So sah er verschiedene Funktionen, deren Ausfall die früheren Forscher nach Ausschaltung der einzelnen Teile des Gehirns für endgültig hielten, später wieder auftreten.

Vorderhirn (Großhirn).

Nach Schrader ist nach vollständiger Entfernung beider Großhirnhemisphären mit möglichster Schonung der Thalami optici in gut gelungenen Fällen der allgemein angenommene absolute Verlust an „spontanen“ Bewegungen nicht zu konstatieren. Im Aquarium beobachtet, wechseln sie zwischen Land- und Wasseraufenthalt wie normale Tiere unter den gleichen äußeren Bedingungen. Zum Beginn der Winterkälte graben sie sich in die Erde oder verkriechen sich unter Steinen. Im Freien überwintert, passen sie sich den äußeren Bedingungen in gleichem Umfange und mit dem gleichen Erfolge an wie ihre nicht operierten Genossen. Mittels einer Schraubenvorrichtung langsam ins Wasser gesenkt unter möglichster Vermeidung jeder plötzlichen Erschütterung oder stärkeren Wasserbewegung, beginnen sie nicht früher und nicht später zu schwimmen als Tiere mit Großhirn. Dieselben Frösche fingen schließlich spontan, als sie aus dem Winterschlaf erwachten, oder im Sommer, Monate nach vollendeter

Verheilung, sämtliche in einer geräumigen Glasglocke sie umsummenden Fliegen.

SCHRADER (153) suchte in einer zweiten Untersuchungsreihe die Unterschiede noch näher festzustellen, welche normale und entgroßhirnte Frösche in ihren wichtigsten Lebensäußerungen aufweisen. Durch die einfache Beobachtung vermochte er die entgroßhirnten Frösche, welche, völlig ausgeheilt, mit normalen zusammen im Froschteich lebten, nicht zu erkennen (außer an der feinen linearen Narbe der Kopfhaut oder dem fühlbaren Defekt im Schädeldach). Ein großhirnloser Frosch schwimmt, springt, läuft, klettert mit demselben Geschick wie ein normaler, orientiert sich im Raum durch den Gesichtssinn in erstaunlicher Weise. Er vermag ebensogut aus einem Käfig zu entkommen, und während der Brunstzeit das Weibchen zu suchen, wie ein normaler. Wie schon erwähnt. versteht der Frosch ohne Großhirn Fliegen und Regenwürmer selbständig zu fangen und zu verzehren, sowie ein geschütztes Winterquartier aufzusuchen. Er fällt auch seinen Feinden (Nattern) nicht leichter zum Opfer, als ein normales Tier. Erschütterungen, größere sich bewegende Körper und wohl auch gewisse Geräusche veranlassen auch den entgroßhirnten Frosch zu lebhafter Fortbewegung in entgegengesetzter Richtung. Es ist durchaus nicht leichter, einen entgroßhirnten Frosch im Teich oder auch auf ebener Erde einzufangen, als einen normalen.

Der normale Frosch schnappt nur nach sich bewegenden Körpern, ebenso der entgroßhirnte. Auch blinde Tiere vermögen jedoch wenigstens Regenwürmer zu fangen. Das Auge kann also ersetzt werden, wesentlich wohl durch den Tastsinn. Daß nun bei diesem Ersatz der Gesichtsempfindungen das Großhirn eine Rolle spielt, ist wahrscheinlich. Denn es gelang SCHRADER nicht, einen Frosch, welcher außer seinem Großhirn noch die Augen verloren hatte, zum selbständigen Fressen zu bringen. So hätten wir (so schließt SCHRADER) in dieser Erschwerung der Nahrungsaufnahme durch die Exstirpation des Großhirns die erste Andeutung jener schweren Störungen dieses wichtigen Lebensvorganges, wie wir sie bei höheren Tieren finden.

Die Frage, ob beim Frosch die geschilderten nervösen Vorgänge von Bewußtsein begleitet sind, vermochte SCHRADER nicht mit Sicherheit zu beantworten, denn alle seine diesbezüglichen Versuche und Beobachtungen ergaben nur negative Resultate. „Im wesentlichen lassen sich alle Lebensäußerungen des Frosches nach dem Schema des Reflexmechanismus ohne Zwang begreifen. Das Großhirn hat noch keinen für unsere Beobachtung sicheren Einfluß gewonnen.“

Zwischen- und Mittelhirn (Thalami und Lobi optici).

Frösche, welchen das Großhirn unter ausgedehnter Mitverletzung der Thalami exstirpiert wurde, entsprechen gut dem Bilde, welches bis dahin für die reine Abtragung der Hemisphären aufgestellt wurde. Bei ihnen sind die „spontanen“ Bewegungen bedeutend reduziert. Sind die Thalami möglichst vollständig mitbeseitigt, so sitzt das Tier in der Tat zumeist regungslos da, wie in tiefen Schlaf versunken. Diese tiefe Depression löst sich jedoch langsam wenigstens zum Teil wieder.

Das Mittelhirn enthält im wesentlichen sensible Elemente. Es sind deshalb die Verletzungen desselben gefolgt von schweren und lange andauernden Hemmungserscheinungen, von welchen die defini-

tiven Ausfälle zu trennen nur nach Beobachtung während größerer Zeiträume möglich wird. Monate nach erfolgter völliger Ausheilung (nach Ueberwinterung) wurde folgendes festgestellt. Nach Verlust des Großhirns und der Thalami optici gelingt es mittels Schraubenvorrichtung, die Tiere ins Wasser zu tauchen, ohne daß Bewegungen ausgelöst werden. Der Kletterversuch veranlaßt (wie Steiner richtig angegeben) nur Bewegungen des Kopfes. Das übrige Tier bleibt in Ruhe.

Ein rechteckiges Blechgefäß mit senkrechten Wandungen wird durch ein schräges Brett geteilt und zur Hälfte der Höhe mit Wasser gefüllt. Auf die Seite des stumpfen Winkels werden zuerst einige entgroßhirnte Frösche gesetzt. Nachdem dieselben einige Zeit herumgeschwommen sind, steigen sie die schiefe Ebene in die Höhe. Auf die hohe Kante gelangt, bleiben sie eine Weile geschickt balancierend sitzen, entziehen sich dann aber meist durch einen eleganten Sprung der schwierigen Situation. Nun machte Schrader den gleichen Versuch mit Tieren, welche außer dem Großhirn noch die Thalami verloren hatten. Auch sie erstiegen geschickt die schiefe Ebene, aber an die Kante gelangt, tappen sie achtlos über dieselbe hinweg ins Leere und stürzen deshalb auf der anderen Seite hinab.

Diese und die vorige Beobachtung beweisen einen dauernden Ausfall auf dem Gebiet der Sensibilität des Tastsinnes.

Was die Körperbewegungen auf der Drehscheibe anlangt, so erfolgt in der ersten Zeit nach der Operation gar keine Reaktion mehr, auch die Kopfbewegungen werden dann meist vermißt. Nach vollkommener Ausheilung der Tiere treten sie jedoch wieder auf, und zwar zuerst die Kopfbewegungen und dann die Kreisbewegungen des ganzen Tieres. Es handelt sich um das langsame Verschwinden einer Hemmung. Die Reaktion auf der Drehscheibe ist jetzt dieselbe, ob nur das Großhirn entfernt ist oder noch dazu die Thalami optici oder noch weiter auch die Lobi optici, ja endlich selbst das vorderste Stück des Kopfmarks (s. u.). Das Fortbestehen jener Kreisbewegungen (bemerkt Schrader mit Recht) trotz der stark gestörten Hautsensibilität erweckt Zweifel an der Richtigkeit der Annahme, daß Hautreize die Veranlassung zu jenen Bewegungen sind.

Der Ausfall des Balancierversuches ist dagegen ein definitiver. Das Fortbestehen der Kopfbewegungen bei diesem Versuch, sowie die vollkommen erhaltene Reaktion auf der Drehscheibe können nach Schrader nicht gut mehr als Antwortbewegungen auf Erregung der sensiblen Nerven der Haut, der Muskeln oder Gelenke aufgefaßt werden, da bei dieser Annahme die Verschiedenheit in dem Ausfall dieser Versuche schwer verständlich wäre. Es drängt sich vielmehr der Gedanke auf, daß der hier wirksame Reiz von einem anderen peripheren Organ, dessen Funktion ungeschädigt blieb, geliefert werde.

Die Beobachtung Steiners, daß solche Tiere, ins Wasser gesetzt, sehr bald auf den Boden sinken und dort ersticken, woraus er folgerte, daß sie nicht mehr das „Gefühl des Luftbedürfnisses“ besitzen, ist nach Schrader nicht so konstant und deshalb als Hemmungserscheinung zu deuten. Auch die weitere Beobachtung von Steiner bezüglich der Verfärbung der so operierten Tiere würde nicht bis zum Tode bestehen bleiben.

Nachhirn (Med. oblongata, Kopfmark).

Bei möglichster Integrität des Kopfmarks kann man den Quakreflex noch erzeugen. Sein Zentrum findet sich also nicht in den

Lobi optici (Goltz, Steiner), sondern in der Med. oblongata. Erhaltung der ersteren ergibt nur günstige Bedingungen für das Spiel des Reflexes, ohne unerläßliches Erfordernis zu sein. Das gleiche gilt von den normalen Schwimmstößen, auch sie fallen nicht notwendig (Steiner) mit der vollkommenen Entfernung der Lobi optici fort.

Ist die Med. oblongata nebst Kleinhirnleiste erhalten, so geht also noch der Quakreflex (siehe unten) vor sich, das Tier besitzt noch „Atembedürfnis", vermag sich vollkommen koordiniert auf dem Lande wie im Wasser zu bewegen; beim Balancierversuch werden die Kopfbewegungen ausgeführt, aber es fehlt das Klettern; auf der Drehscheibe reagiert das Tier dagegen ungemein exakt mit Kreisbewegungen nach der entgegengesetzten Richtung.

α) Lokomotion.

Frösche, denen das ganze Gehirn mit Einschluß der Pars commissuralis (d. h. der Kleinhirnleiste und des von ihr bedeckten Teiles der Med. oblongata) exstirpiert war, können mehrere Wochen überleben und zeigen in ihrer Haltung kaum stärkere Abweichungen von der Norm wie Tiere mit unverletztem Kopfmark. Es ist die Lagerung der Extremitäten beim ruhigen Hocken nicht so sorgfältig wie bei den normalen Fröschen. Abweichender noch ist die Haltung des Kopfes; derselbe bildet mit dem Rücken einen stumpfen Winkel. Während die Tiere, welche sich noch im Besitz der ganzen Med. oblongata befinden, in ruhig hockender Stellung verharren und nicht leicht von selbst eine Bewegung ausführen, sind diese Frösche wie beseelt von einem unwiderstehlichen Bewegungstrieb; unermüdlich kriechen sie vollkommen koordiniert umher und gelangen erst zur Ruhe, wenn sie sich in einem Winkel ihres Behälters festgerannt haben. Gelegentlich wird auf Reiz auch ein richtiger Sprung ausgeführt. Im Wasser schwimmen die Tiere „pudelnd".

Fährt man mit der Abtragung des Kopfmarks nach hinten zu weiter fort, so sieht man die Haltung der Tiere ungeordneter werden. Die Extremitäten lagern meist nicht mehr in der normalen Weise am Rumpf. Nach jeder Bewegung wird die Ruhestellung erst sehr langsam und nicht immer vollständig eingenommen. Die zunehmende Störung der cerebralen Sensibilität findet hierin ihren Ausdruck. Der „Bewegungsdrang" nimmt wieder ab.

Man kann die ganze Med. oblongata bis zur Spitze des Calamus scriptorius entfernen und erhält doch noch völlig koordinierte Lokomotion. Es gibt keine Stelle in der Med. oblongata, nach deren Verletzung notwendig die koordinierte Fortbewegung aufhört.

Die Störung der Koordination der Bewegungen beginnt erst mit der augenfälligen Beeinträchtigung der Leistungsfähigkeit der Vorderbeine, welche immer deutlicher wird, je mehr sich der Schnitt von der Spitze des Calamus sciptorius aus dem Ursprung des Plexus brachialis nähert. Jetzt sinkt das Tier ganz auf den Bauch. Die Vorderbeine vermögen den Rumpf nicht mehr zu tragen. Reizt man in der Mittellinie, etwa am After, so schleudern die Hinterbeine durch kräftigen Stoß den Körper vorwärts. Die vorderen Extremitäten beteiligen sich noch durch „alternierende", aber unzulängliche und eigentümlich zitternde Bewegungen. Dem Erfolg nach kommt eine koordinierte Fortbewegung also nicht mehr zustande.

Aus diesen Tatsachen ohne weiteres zu folgern, daß jenes von

Steiner im vorderen Teil des Kopfmarks gesuchte Lokomotionszentrum einfach in das Uebergangsstück zwischen Med. oblongata und Rückenmark zu verlegen sei, erscheint nicht zwingend. Die Beobachtungen lehren nur, daß von jener Gegend an das Rückenmark intakt sein muß, damit eine koordinierte Fortbewegung stattfinden kann.

β) Das Zentrum für den Freß- und Schluckakt.

Das Schnappen nach der Nahrung ist ein Reflex auf einen Gesichtsreiz, dessen Erregungswege nicht notwendig und allein durch das Großhirn gehen (vgl. oben p. 362). Der Schluckakt ist ein Reflex auf die Erregung der sensiblen Elemente des Schlundes. Das Schluckzentrum liegt in der Med. oblongata. Schiebt man einem bis auf diese seines Gehirns beraubten Frosch ein Stückchen Fleisch in das Maul, so wird es sicher verschluckt. Hat der Frosch auch noch den vorderen Teil der Med. oblongata verloren, so beobachtet man eine erhöhte Erregbarkeit des Freßreflexes. Auf jede leichte Berührung der Nase (mit dem Finger, mit einem Stück Pferdefleisch) reagiert das Tier mit einer raschen Schnappbewegung, ergreift den Gegenstand mit dem Maul und beiden Vorderfüßen und sucht ihn hinabzuschlucken. Nachdem das ziemlich weit gelungen ist, ändert sich meist plötzlich die Tendenz, und mit gleicher Heftigkeit ebenfalls unter tatkräftiger Unterstützung der Vorderfüße wird der Gegenstand wieder ausgestoßen. (Der Reiz durch eine auf der Nase krabbelnde Fliege wird dagegen mit einem anderen Reflex beantwortet. Eine geschickte Handbewegung schleudert sie immer bald weit fort.) Nicht nur die Berührung des Kopfes, sondern auch die der Vorderbeine, ja gelegentlich auch des übrigen Körpers löst den Reflex aus. Der Kopf wird dabei möglichst nach der Stelle des Reizes gewandt. Das Beißen macht durchaus den Eindruck zweckmäßiger Selbstverteidigung. Der Schnitt, welcher diesen Reflex entfesselt, wird an dem hinteren Rande der Kleinhirnleiste, mit ihr parallel, senkrecht durch die Med. oblongata geführt. Bei der Anwendung des sensiblen Reizes am Kopf ist die zentripetale Bahn der Trigeminus, die zentrifugale bildet stets der Facialis, welcher die Kiefermuskulatur versorgt. Der anatomische Ort des Reflexzentrums ist im zentralen Ursprungsgebiet beider Nerven zu suchen. Die Zerstörung dieses Gebietes, durch Abtragung des Stückes Kopfmark, aus dem die Wurzeln jener Nerven austreten, hebt den Reflex auf. Der Schluckakt dagegen besteht hiernach ungestört fort. Die dabei tätigen Nerven sind in der Vagusgruppe enthalten. Das Reflexzentrum liegt wiederum in dem Stück Zentralorgan zwischen ihren Wurzeln. Nur die Entfernung dieses Abschnittes läßt den Schluckakt definitiv ausfallen. Sehr häufig beobachtet man nach dieser Abtragung eine vollkommene Inversion des Magens und des Oesophagus mit Prolaps in die Mundhöhle.

Bei derartiger Lähmung des Schluckaktes können die Zungenbewegungen ungestört fortbestehen. Der Hypoglossus (erster Rückenmarksnerv) hat seinen Ursprung tiefer. Zerstörung seines Wurzelgebietes hat Zungenlähmung zur Folge, welche so bei erhaltener Kieferbewegung und ungestörtem Schluckreflex unabhängig erzeugt werden kann.

Die Abtragung des vorderen Teiles des Kopfmarks mit der Kleinhirnleiste steigert ferner den Umklammerungsreflex zu elementarer Gewalt. Er wird dadurch mitten im Winter erweckt und tritt mit

einer Heftigkeit auf, welche die Liebeswut eines normalen Männchens weit übertrifft. (Ueber die Bedeutung dieses „Umklammerungsreflexes“ siehe jedoch unten.)

Nach der Entfernung des vorderen Teiles des Kopfmarks reagiert der Frosch auf der Drehscheibe mit den gewohnten Kreisbewegungen. Auch der Umdrehreflex ist noch vorhanden. Fällt der Schnitt hinter die Trigeminusgruppe, so hört jede Reaktion auf der Drehscheibe vollkommen auf, während der Umdrehreflex nur erschwert erscheint.

Auf Grund dieser und anderer Versuche mit Ausschaltung der Funktion der halbzirkelförmigen Kanäle nnd mit Kokainisierung der Körperhaut kommt SCHRADER zu dem Schluß, daß es sich bei den Reaktionsbewegungen auf der Drehscheibe um einen Reflex handelt, für den der Reiz in den halbzirkelförmigen Kanälen entsteht und das Zentrum im Ursprungsgebiet des Acusticus liegt.

Aus seinen Untersuchungen über die Funktionen des Froschgehirns zieht SCHRADER (151) folgende allgemeine Schlußfolgerung bezüglich des Baues des Zentralnervensystems dieses Tieres. Man kann dieses in eine Reihe von Abschnitten teilen, welche einer selbständigen Funktion fähig sind. Dadurch wird das morphologisch einheitliche Zentralorgan in seiner physiologischen Auffassung dem zentralen Nervensystem der niederen Tiere genähert, bei denen die funktionelle Selbständigkeit und Gleichwertigkeit darin auch ihren morphologischen Ausdruck findet, daß die Nerven gesonderten Ganglienknoten entspringen, welche nur durch Kommissuren verbunden sind. Die beobachteten Tatsachen sprechen nicht für die Alleinherrschaft eines einheitlichen Apparates, auch nicht für einen Bauplan mit einer Rangordnung verschiedenwertiger Zentren, sondern regen dazu an, die Zentralisation in einer vielseitigen Verkoppelung relativ selbständiger Stationen zu suchen.

Wir begegnen also hier der Auffassung der sog. segmentären Anordnung des Zentralnervensystems, die dann später namentlich von J. LOEB weiter ausgeführt wurde.

4. Atmungszentrum.

Die für die automatischen Atembewegungen in Anspruch zu nehmende Gehirnpartie wäre gelegen zwischen dem Querschnitte parallel dem hinteren Rande der Kleinhirnleiste und wahrscheinlich dem Niveau der Spitze des Calamus scriptorius. Querschnitte durch die so begrenzte Region heben den normalen Rhythmus der Atmung auf. Dieselbe wird periodisch mit minuten- bis stundenlangen apnoischen Pausen (SCHRADER).

Ein Atemreflex, der bei den normalen Atembewegungen des Frosches eine wichtige Rolle spielt, betrifft nach BAGLIONI (10) die Exspirationsphase [aktive Oeffnung der Atemritze (Exspiration), auf die aktive Verengerung der Mundhöhle und Wiederschließung der Atemritze folgt], die man durch Anbringung besonderer Reize (Erweiterung der Mundhöhle) erzielen kann. Bläst man nämlich durch einen in dem Oberkiefer künstlich angelegten Spalt in die Mundhöhle so hinein, daß der Mundboden dadurch passiv erweitert wird, so beobachtet man, daß sich zunächst die Atemritze öffnet, worauf der ganze Bewegungskomplex eines gewöhnlichen Atemaktes folgt. Der Gesamtreflex kann

binnen kurzer Zeit zu wiederholten Malen nacheinander ausgelöst werden.

Zum Zustandekommen desselben ist die Unversehrtheit der zwei oberen Drittel der Med. oblongata, der Schleimhaut und der darunter liegenden Muskeln des tiefen, unmittelbar in der Nähe der Atemritze befindlichen Teiles des Mundbodens, sowie der normalen Nervenverbindungen zwischen den letzteren peripheren Teilen und der erwähnten zentralen Region notwendig. Alle übrigen Körperteile können völlig abgetragen werden, ohne daß der Reflex für eine gewisse Zeit verloren geht. Versuche mit Kokainisierung der Schleimhaut beweisen, daß der periphere Angriffspunkt des adäquaten Reizes in in den Muskeln (oder vielleicht in deren Sehnen) zu suchen ist.

Die Reizart ist ferner von ausschlaggebender Bedeutung, indem nur diejenigen Reizwirkungen wirksam sind, welche passive Erweiterung des genannten Teiles der Mundhöhle erzeugen. Werden dagegen andersartige (schädliche) Reize (elektrische, chemische, thermische oder starke mechanische: Stechen oder Kneifen) auf denselben Punkt appliziert, so gelingt es niemals, dadurch den Reflex auszulösen. Wenn man andererseits mit einem stumpfen Gegenstande (Finder, Hohlsonde, Wattebausch) das untere hintere Drittel des Mundbodens sanft von innen drückt, so daß eine passive Erweiterung der Mundhöhle entsteht, so tritt der Reflex nicht selten auf. Hierzu darf man aber bei der Applikation des Reizes weder die Schleimhaut des Oesophagus (in diesem Falle wird ein Brechreflex ausgelöst), noch die Schleimhaut der Atemritze selbst berühren.

Im letzteren Falle wird reflektorische Hemmung des Reflexes bewirkt, die sich auch unter den für die Auslösung des Reflexes besten (adäquaten) Reizbedingungen sehr schön demonstrieren läßt. Wird nämlich zur gleichen Zeit, in der man den Reflex durch Einblasen von Luft in die Mundhöhle auszulösen sucht, die Schleimhaut der Atemritze mechanisch gereizt (durch Berührung mit einem Finder oder dgl.), so bleibt der Reflex vollständig aus, solange der Finder in Kontakt mit dem Aditus laryngeus steht. Diese reflektorische Hemmung wird ebenfalls durch Reize von bestimmter Natur ausgelöst, denn sie wird nicht durch die Reizung der Atemritzenschleimhaut hervorgerufen, wie sie durch das Lufteinblasen sicher entsteht. Daß auch dieser reflektorischen Hemmung eine besondere biologische Bedeutung zukommt, liegt auf der Hand. Dadurch wird offenbar verhindert, daß Nahrungsbestandteile in die Lungen eindringen.

5. Der Quakreflex. Der Quakreflex wurde von F. Goltz (75) eingehend in seinen Einzelfaktoren analysiert. Will man ihn mit maschinenmäßiger Sicherheit erzielen, so muß man dem Frosch (*R. esculenta* und *temporaria*) das Großhirn abtragen. Der großhirnlose Frosch gibt nie von selbst einen Laut von sich, „mögen ihm seine mit ihm eingesperrten, nicht operierten Genossen noch so einladend vorquaken“. Streicht man dem Tier aber mit dem befeuchteten Finger über die Haut des Rückens, so läßt es sogleich seine Stimme hören. Am leichtesten wird das Quaken ausgelöst, wenn man sanft über diejenige Stelle des Rückens mit den Fingern hinfährt, die zwischen den Armen gelegen ist. Weniger leicht gelingt der Versuch, wenn man die Haut der Kreuzgegend streicht. Das Quaken bleibt vollständig aus, wenn man die Haut der Extremitäten oder die des Bauches oder

des Kopfes in ähnlicher Weise reizt. Drückt man das Tier seitlich leicht zusammen, so quakt es meistens auch, weil hiermit stets eine Dehnung der Rückenhaut verbunden ist. Sehr empfindliche Exemplare quaken selbst dann schon, wenn man die Haut des Oberschenkels nach abwärts streicht, da auch dieses Verfahren wegen des natürlichen Zusammenhanges der gesamten Hautbedeckung immer eine, wenn auch geringfügige, mechanische Reizung der Rückenhaut mit sich bringt. Mehrmals beobachtete GOLTZ, daß das Tier quakte, wenn Wassertropfen auf die Rückenhaut herabfielen. (Auch wenn die Ränder einer in der Rückenhaut angelegten kleinen Wunde auseinandergezogen wurden, quakte das Tier.)

Selbstverständlich kann man statt der Finger jeden beliebigen anderen glatten abgerundeten Körper zur Reizung der Haut benutzen. Aber nicht jede Form der mechanischen Reizung ist geeignet, das Quaken auszulösen. „Wenn ich (sagt GOLTZ) dem Tier mit einem spitzen Werkzeug auf den Rücken drücke oder kratze, so macht es Abwehrungsbewegungen, schreit aber nicht. Ebensowenig vermag chemische Reizung das Quaken auszulösen. Bepinsele ich den Rücken des Tieres mit verdünnter Essigsäure, so macht der Frosch die bekannten Wischbewegungen, gibt aber keinen Laut von sich. Auch elektrische Reizung der Rückenhaut erweist sich als wirkungslos. Das Tier schleudert die Elektroden fort, ohne zu schreien. Also nur eine ganz bestimmte Form der mechanischen Reizung löst das Quaken aus, nämlich Druck oder Streichen der Rückenhaut mit einem Körper, der eine glatte Oberfläche hat.“

Uebt man einen dauernden Druck auf den Rücken eines des Großhirns beraubten Frosches aus, beschwert man z. B. das Tier mit einem nicht allzu schweren Gegenstand, so quakt es eine ganze Weile fort, bis es sich beruhigt. Nimmt man ihm jetzt, nachdem es eine Zeitlang geschwiegen, die Last ab, so quakt es in der Regel noch einmal auf. Der Quakversuch gelingt auch, wenn man das Tier unter Wasser bringt.

Elektrische Reizung der bloßgelegten Nervenstämme der Rückenhaut löst den Quakreflex nicht aus. Häufig ließ dabei das Tier neben zahlreichen anderen Muskelbewegungen auch einen Schrei hören, der aber nicht ähnlich dem Quaken war, sondern dem eigentümlichen Schmerzensschrei entsprach, der auch durch Reizung beliebiger anderer Empfindungsnerven ausgelöst wird. Schwache Dehnung der Nervenstämmchen wirkt dagegen ganz ähnlich wie mechanische Reizung der Nervenendigungen in der Haut. Hierzu verfuhr GOLTZ folgendermaßen: Nach Bloßlegung und Durchschneidung eines der in der Mittellinie an die Haut herantretenden Nervenstämmchen, befestigte er dort, wo es sich in die Haut einpflanzt, an seinem Ende der bequemeren Handhabung wegen einen seidenen Faden. So wie er nun den Faden behutsam anzog und dadurch den angeknüpften Nerven einer leichten Dehnung unterwarf, quakte das Tier jedesmal in derselben Weise, als wenn er es über den Rücken gestrichen hätte. Zerrte man zu stark an dem Faden, so quakte das Tier nicht, sondern machte Schmerzensäußerungen, indem es mit einem plötzlichen Satz von dannen sprang.

Die Zentren, die den Quakreflex vermitteln, liegen in den

Vierhügeln, Kleinhirn oder verlängertem Mark. Goltz stellte in dieser Hinsicht nur fest, daß, wenn man den Querschnitt durch die Gehirnteile zu weit hinten ausführt, so daß die Vierhügel durchschnitten werden, der Quakversuch nicht mehr gelingt. Auch dann läßt der Versuch im Stich, wenn man statt eines Querschnittes einen Längsschnitt anlegt, der die Vierhügel in der Mittellinie voneinander trennt. Oben (p. 365) haben wir jedoch erwähnt, daß es später Schrader gelang nachzuweisen, daß nur die Integrität des Med. oblongata nebst Kleinhirnleiste zum Zustandekommen des Quakreflexes nötig ist.

Andererseits bleibt nach Goltz der Quakreflex aus, wenn man zugleich irgendwelche sensiblen Nerven des Tieres heftig reizt. Quetscht man z. B. die Haut beider Beine, indem man die Füße kräftig zusammenschnürt, so quakt das Tier einige Zeit nach diesem Eingriff nicht mehr, wenn man die Rückenhaut beliebig stark streicht. Aehnlich hemmend wirkt auf den Mechanismus des Reflexquakens starke Reizung von Nervenstämmen, sei es durch Quetschung oder durch den elektrischen Strom. Auf die Erklärung, die Goltz für diese Hemmung vorschlägt, werden wir unten bei Besprechung der Hemmungserscheinungen noch zurückkommen.

Ueber die biologische Bedeutung des Quakreflexes hatte Goltz „ebensowenig eine Vermutung wie über den etwaigen Nutzen, den dem Menschen das Reflexlachen nach Kitzeln der Haut gewährt". Doch glaubt Baglioni (8) auf Grund der Tatsache, daß der Reflex nur durch Reizung der Haut des Rückens und der Flanken von gewisser Druckstärke ausgelöst wird, daß der Quakreflex besonders als Schutzreflex gegen einen schädlich wirkenden äußeren Druck auf die Lungen dient, die bei den Amphibien durch kein Rippengerüst gedeckt sind. Einerseits werden die Lungen gegen eine zu hohe Drucksteigerung dadurch geschützt, daß ihre Luft in die Mundhöhle gepreßt wird. Andererseits liegt im Quakreflex ein Mittel, um mechanisch den von außen drückenden Körper zu entfernen, denn durch die Kontraktion der Bauchmuskeln werden die Eingeweide nach vorn gegen die Flanken gedrückt, so daß die letzteren sich dem drückenden Körper entgegenstemmen, bzw. ihn entfernen, und durch den stets mit dem Quakreflex verbundenen tonischen Reflex (s. unten) wird eine Erhebung des Körpers und ein Druck nach oben erzeugt, der jedem auf den Rücken ausgeübten Druck entgegenwirkt. (Darin liegt zugleich die biologische Bedeutung der tonischen Reflexe von Verworn, 180.) In der Tat fühlt der Experimentator beim Quakreflex immer einen starken Druck der Flanken, bzw. des Rückens gegen den Finger. Das Quakgeräusch selbst ist vielleicht hier nur eine Nebenerscheinung; denn nicht selten erfolgt der Reflex, namentlich bei Weibchen, durchaus lautlos. Daß das bekannte, besonders an Sommerabenden ertönende Gequak der in Sümpfen unter normalen Bedingungen sich befindenden Frösche entgegen der Vermutung von Goltz mit diesem Reflex nicht zu identifizieren ist, liegt wohl auf der Hand.

6. Tonische Reflexe. Mit dem Namen „tonischer Reflexe" bezeichnete Verworn (180) folgende Reflexerscheinung. „Durch Druck oder Reiben der Seitenhaut des Rumpfes wird bei *Rana temporaria* auf reflektorischem Wege eine tonische Kontraktion der Muskeln in allen Körpergebieten hervorgerufen, die den Reiz längere Zeit, bei großhirnlosen Individuen unter Umständen eine Stunde überdauert, so daß das Tier mit gekrümmtem Rücken in Katzenbuckelstellung auf gestreckten Extremitäten unbeweglich stehenbleibt. Andere als mechanische Reize vermögen den allgemeinen Reflextonus nicht zu erzeugen. Eine Veränderung der Reflexerregbarkeit ist in diesem Zu-

stande nicht nachweisbar. Als Bahnen des tonischen Reflexes sind zu betrachten die sensiblen Hautnerven, die sensiblen Ganglien des Rückenmarks, die langen aufsteigenden Leitungsbahnen des Rückenmarks, die sensiblen Elemente der Mittelhirnbasis, die motorischen Gebiete der Med. oblongata, die absteigenden motorischen Leitungsbahnen des Rückenmarks, die motorischen Ganglien des Rückenmarks und die motorischen Spinalnerven."

Bei *Rana esculenta* ist der allgemeine Reflextonus unter den gleichen Bedingungen nur schwach angedeutet. Er tritt sehr deutlich

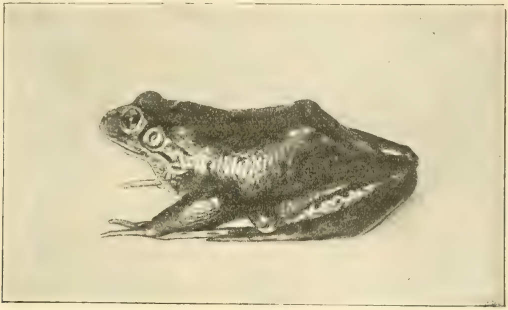


Fig. 44 *A*. Großhirnloser Frosch in gewöhnlicher Hockstellung. (VERWORN.)



Fig. 44 *B*. Großhirnloser Frosch in der Stellung des allgemeinen Reflextonus. Die Extremitätenmuskeln und die Rückenmuskeln sind dauernd kontrahiert, so daß der Frosch auf erhobenen Beinen mit Katzenbuckelstellung unbeweglich stehen bleibt. (VERWORN.)

dann auf, wenn man ihnen unter die Haut hypertonische Lösungen injiziert. Bei so behandelten Esculenten können auch elektrische Reize den tonischen Reflex auslösen. Das vom N. trigeminus innervierte Hautgebiet zeigt sich, nach Entfernung der übrigen Haut, als besonders günstiger Auslösungsort des Reflexes. Die Zerstörung des Mittelhirns hebt jede Möglichkeit des diffusen tonischen Reflexes

auf; die Zerstörung des Vorderhirns und noch mehr die des Zwischenhirns setzt die Intensität desselben regelmäßig herab (B. Brunacci, 41).

Ein anderer Fall von Reflextonus der Skelettmuskeln kommt nach Verworn bei den früher als Hypnose-ähnlichen Erscheinungen aufgefaßten Zwangsstellungen verschiedener Tierarten vor. Der Umdreh-(Aufsteh-)reflex kann nämlich durch künstliche Verhinderung nach wiederholten erfolglosen Versuchen seitens der Tiere eine Zeitlang aufgehoben werden. Dann bleiben die Tiere auf dem Rücken oder in anderen eigentümlichen Körperstellungen unvollkommener Umdrehung bewegungslos liegen. Auf dieser Erscheinung beruht das bekannte experimentum mirabile de imaginatione gallinae des Pater Kircher (1646), welches von mehreren Forschern (Czermak, 53; Preyer, 138; Heubel, 91; Danilewsky, 54) an verschiedenen Tieren untersucht, im allgemeinen als ein der menschlichen Hypnose ähnlicher Vorgang gedeutet wurde. Verworn (181) hat später diese am Krebs (vgl. p. 258 f.), Frosch, an der ägyptischen Brillenschlange, dem Huhn, Meerschweinchen hervorgerufene Erscheinung einer eingehenden Analyse unterworfen, bei der er zu dem Schlusse gelangte, daß es sich hier nicht um eine Hypnose handeln kann. Mit der menschlichen Hypnose, die eine reine Suggestionserscheinung ist, steht die Erscheinung nur in einem rein äußerlichen Zusammenhang insofern, als an beiden Erscheinungen Hemmungsvorgänge beteiligt sind. „Das Wesentliche der Erscheinung ist vielmehr der tonische Lagereflex, welcher der Haltung des Tieres ihren auffallend bizarren Ausdruck verleiht.“

Verworn faßt das Ergebnis seiner Beobachtungen und Experimente folgendermaßen zusammen.

Der Zustand der Bewegungslosigkeit, in welchen die Tiere plötzlich verfallen, wenn sie in abnormen Körperlagen kurze Zeit an erfolgreichen Lagekorrektions-, Abwehr- oder Fluchtbewegungen verhindert werden (Fig. 45), ist die Resultante aus zwei Komponenten: aus einer tonischen Erregung des cerebralen Lagereflexgebietes und einer Hemmung der motorischen Sphären der Großhirnrinde. Indem die Zellen des cerebralen Lagereflexgebietes bei erfolgloser Ausführung der Lagereflexe in eine tonische Dauererregung verfallen, nimmt das Tier unter tonischer Kontraktur der am Reflexe beteiligten Muskeln die Stellung des vergeblich ausgeführten Reflexes an, und indem die motorischen Sphären der Großhirnrinde gehemmt werden, unterbleiben die spontanen Impulse des Tieres zur Befreiung aus seiner Lage. Das Tier bleibt bewegungslos in der Stellung des Lagereflexes liegen. Da das Großhirn an der Erscheinung nur durch Hemmung der motorischen Rindengebiete, also durch den Ausfall motorischer Impulse beteiligt ist, kann der ganze in die Augen fallende Symptomenkomplex der Erscheinung auch an Tieren hervorgerufen werden, die des Großhirns beraubt sind. Das Aufstehen der Tiere aus ihrer abnormen Lage und Bewegungslosigkeit kann sowohl spontan als auf äußere Reize hin erfolgen, indem entweder vom Großhirn oder von sensiblen Bahnen her Impulse zum cerebralen Lagereflexgebiet gelangen, die den Tonus desselben nicht etwa hemmen, sondern plötzlich zu einer größeren Erregungshöhe steigern. Dadurch erhalten die am Lagereflex beteiligten Muskeln zu ihrer Kontraktur einen plötzlichen Kontraktionszuwachs, der die Ausführung einer schnellen Lagekorrektion zur Folge hat. Großhirnlose Tiere verharren durchschnitt-

lich länger im Zustande der Bewegungslosigkeit, weil die Möglichkeit von motorischen Impulsen zum Aufstehen seitens der motorischen Rindensphären hier ausgeschlossen ist.

Die Hauptkomponente, welche die charakteristischen Symptome herbeiführt, ist demnach die t o n i s c h e Erregung des cerebralen Lagereflexgebietes, eine untergeordnete Komponente ist die Untätigkeit der motorischen Sphären der Großhirnrinde, welche in dem Ausfall



Fig. 45 A.

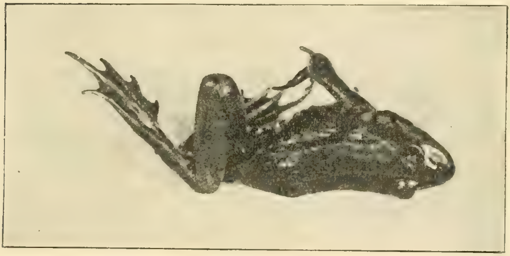


Fig. 45 B.



Fig. 45 C.



Fig. 45 D.

Fig. 45 A—D. *Rana esculenta* auf dem Rücken in verschiedenen Momenten des Lagekorrektionsversuchs bewegungslos geworden, nach Verworn.

spontaner Impulse zum Aufstehen sich äußert. Die letztere Erscheinung ist offenbar bedingt durch die Erregung des Tieres, die infolge der Behandlung seitens des Experimentators entsteht, und die deutlich an der beschleunigten Atmung und dem beschleunigten Herzschlag zum Ausdruck kommt. Diese Komponente steht dabei in keiner unmittelbaren Beziehung zu der anderen Komponente, der tonischen Erregung des Lagereflexgebietes. Sie ist vielmehr nichts anderes als die Hemmung von spontanen Bewegungen oder Handlungen, die wir an uns selbst täglich beobachten, wenn plötzlich ein starker Sinneseindruck uns intensiv erregt.

7. Die von den Zentren vermittelten Hemmungserscheinungen. Von der Annahme ausgehend, daß die Zunahme der Reflextätigkeit nach Köpfung eines Frosches (sowie die vom Willen auf die Rückenmarkstätigkeit entfaltete Wirkung) durch im Gehirn gelegene Hemmungsmechanismen zu erklären sei, stellte sich J. Setschenow (157) die Aufgabe, den Sitz dieser Mechanismen in der Hirnmasse experimentell genau festzustellen. Hierzu bediente er sich sowohl der Ausschaltungs- wie der Reizungsmethode. Zur Feststellung der dadurch in der Reflextätigkeit herbeigeführten Aenderungen benutzte er das damals viel verwendete Türcksche Verfahren.

Türcksches Verfahren: Man taucht eine Hinterpfote eines vertikal aufgehängten Frosches in eine schwache wässerige Lösung von Schwefelsäure und bestimmt die Zeit, welche bis zum Herausziehen der Pfote aus der Flüssigkeit vergeht. Der Methode liegt wesentlich die Annahme zugrunde, daß die Reflextätigkeit der Rückenmarkszentren der Zeit direkt proportional ist, welche zwischen der Reizanbringung (Tauchen der Pfote in die Säurelösung) und dem Auftreten der Reflexbewegung (Retraktion des Beines) verstreicht. Daß hier aber die Verhältnisse bedeutend komplizierter liegen, daß namentlich andere Eigenschaften der Zentren, wie Ermüdung, Gewöhnung, oder durch längere Einwirkung der Säure in den Hautsinnesorganen entstehende Störungen, eine Rolle spielen müssen, liegt wohl auf der Hand.

In allen seinen Froschversuchen legte G. Setschenow das Gehirn und das Rückenmark bloß. Als maßgebende Norm für die Beurteilung des jeweiligen Reflexvermögens betrachtete er dasjenige eines großhirnlosen Frosches, „weil das bei unverletztem Gehirn bestehende Reflexvermögen des Tieres zu schwankend ist“.

Durch Anlegung von vier Querschnitten in der Hirnmasse, und zwar 1. in der Mitte der Hemisphären, 2. zwischen Hemisphären und

Vierhügeln, 3. zwischen Vierhügeln und verlängertem Mark, 4. im hinteren Ende des IV. Ventrikels, schaltete Setschenow nacheinander die Hauptabschnitte der Hirnmasse aus. Seine Hauptergebnisse waren die folgenden:

a) Der Schnitt durch die Sehhügel (zwischen den Halbkugeln und den Vierhügeln) bewirkt eine sehr starke Depression des Reflexvermögens, welche gewöhnlich erst im Verlaufe von 5—10 Minuten verschwindet. (Säurelösungen, welche die Reflexbewegungen zu rasch auslösen, dürfen zu den in Rede stehenden Versuchen nicht angewandt werden.)

b) Infolge des Schnittes zwischen den Vierhügeln und der Med. oblongata nimmt das Reflexvermögen, bezogen auf das als relative Norm angenommene (s. oben), immer zu. Diese Steigerung der Reflextätigkeit entwickelt sich gewöhnlich im Verlaufe von 1—2 Minuten.

c) Der Erfolg des Schnittes hinter der Rautengrube ist in allen Beziehungen dem vorigen gleich, nur stellt sich hier die Steigerung des Reflexvermögens, wenn möglich, noch rascher als im vorigen Falle ein.

Wenn man der nach dem Schnitte durch die Lobi optici herabgesetzten Reflextätigkeit des Tieres nicht die nötige Zeit zur Erholung läßt, so hält dieser Zustand der Reflexdepression an, bis der Schnitt zwischen den Vierhügeln und dem verlängerten Mark angelegt ist.

d) Die Hemisphären scheinen keine einzige Stelle zu enthalten, deren Durchschneidung eine Depression des Reflexvermögens nach sich ziehen würde.

Daraus schließt Setschenow: Die Hemmungsmechanismen für die Reflextätigkeit des Rückenmarks haben beim Frosche ihren Sitz in den Seh- und Vierhügeln, vielleicht auch im verlängerten Mark, deren Erregung (vielleicht unmittelbar durch mechanische Verletzung des Gehirns, oder auch mittelbar durch Erregung spezieller Fasern, welche zugleich mit dem Gehirn durchschnitten werden) die Reflextätigkeit des Rückenmarks herabzusetzen imstande ist.

Auf diese Weise wurde er zur Anwendung künstlicher Reizung der Zentren veranlaßt. Zunächst bediente er sich der chemischen Reizung, zu der ausschließlich Kochsalz verwendet wurde, und zwar zur Erzielung schwächerer Reizungen konzentrierte wässerige Salzlösungen, zur stärkeren Reizung Kochsalz in Form befeuchteter Kristalle.

Gefunden wurde folgendes: 1) Die Applikation des Salzes auf den Hemisphärenquerschnitt ergab keine konstanten Folgen. 2) Die Applikation des Salzes auf den Querschnitt der Thalami optici erzeugt stets eine ebenso starke Depression der Reflextätigkeit, wie die Durchschneidung des Gehirns an demselben Orte. Es gibt Fälle, wo diese Wirkung länger auf sich warten läßt: dann ist die Applikation des Salzes in Form von Kristallen angezeigt. Wenn jedoch die erste Reizung stärker war als die nachfolgende, so ist diese nicht mehr imstande, eine Wirkung auf das Reflexvermögen des Rückenmarks auszuüben. 3) Die Applikation des Salzes auf den Querschnitt des Gehirns hinter den Vierhügeln, d. h. an die obere Grenze des verlängerten Marks, veranlaßt ebenfalls eine Depression der Reflextätigkeit, wenn auch eine viel schwächere als im vorigen Falle. Die Reizung dieses Querschnittes ruft aber sehr leicht Konvulsionen hervor, weshalb man genötigt ist, das Gehirn an diesem Orte viel schwächer

zu reizen als an anderen. Der letztere Umstand erklärt auch hinlänglich, warum der Effekt dieser Reizung nicht selten ausbleibt. 4) Die Applikation des Kochsalzes auf den Querschnitt des Rückenmarks gleich unterhalb der Rautengrube hat entschieden keinen Einfluß auf die Reflextätigkeit dieses Organes. Es bestünde also eine vollkommene Uebereinstimmung zwischen den Ergebnissen der Hirndurchschneidungen und denen der Kochsalzwirkung.

Setschenow suchte auch die elektrische Reizung des Gehirns anzuwenden, allerdings mit geringerem Erfolg. Die Reizung geschah mit Induktionsströmen. Die Stromstärke muß nach ihm an der Grenze jener Stärke liegen, bei der der Strom anfängt, Bewegungen beim Tiere auszulösen; eine weitere Verstärkung des Stromes ist deswegen nicht zulässig, weil die Bewegungen des Tieres der Bestimmung seines Reflexvermögens hinderlich sind; andererseits kann man auch nicht weit unter die erwähnte Stromstärke heruntergehen, weil die Wirkung der Reizung dann nicht zutage tritt. Dadurch wird der Umfang der wirksamen Stromstärken sehr eingeschränkt und das Gelingen der Versuche minder sicher als bei der Kochsalzreizung.

Durch diese Versuche glaubte Setschenow den Hauptzweck seiner Untersuchungen, d. h. die Entscheidung der Frage über das Vorhandensein und den Sitz der Hemmungsmechanismen im Gehirn des Frosches, erreicht zu haben.

In seinen weiteren Versuchen suchte er die physiologischen Wege festzustellen, auf welchen diese Mechanismen zur Tätigkeit veranlaßt werden können. Einem Frosch wird das Gehirn hinter den Vierhügeln durchschnitten; wird nun bei diesem Tiere die Haut (die ganze Oberfläche des Bauches) mit einer erhitzten Metallplatte stark gereizt, so treten infolge der Hautreizung allgemeine und heftige Reflexbewegungen auf, und es kommt in der Tat eine Depression der Reflextätigkeit zustande, die aber weder konstant noch stark ist. Intensiv dagegen wird diese Depression, wenn bei dem ebenso wie früher präparierten Tiere nicht die Haut, sondern die Mundschleimhaut mit einer konzentrierten Lösung von Schwefelsäure in Wasser (beide zu gleichen Teilen) gereizt wird. Hieraus wird dem unbefangenen Leser klar (fügt Setschenow hinzu), daß die Erscheinung der Reflexdepression keinesfalls davon abhängig gedacht werden kann, daß bei der ersten Prüfung des Reflexvermögens (vor der starken sensiblen Reizung) die Reizung auf Nerven in normalem Zustande einwirkt, nach der Hauterregung aber diese in verändertem Zustande trifft.

Anderen Fröschen wurde das Rückenmark unterhalb der Rautengrube durchschnitten, ihr Reflexvermögen geprüft, sodann mit einer erhitzten metallenen Platte die Haut stark gereizt und, nachdem die dadurch hervorgerufenen heftigen Reflexbewegungen sich beruhigt hatten, das Reflexvermögen abermals geprüft. Dasselbe zeigte aber jetzt keine Aenderung. Das Rückenmark des Frosches soll mithin keine Hemmungsmechanismen für die reflektorischen Bewegungen der Extremitäten enthalten, während solche entschieden im verlängerten Mark des Tieres vorhanden wären. Diese Mechanismen müssen, insofern sie auf reflektorischem Wege zur Tätigkeit veranlaßt werden können, als Nervenzentra im weitesten Sinne des Wortes angesehen werden, d. h. als Nervengebilde, welche der Umwandlung einer Art von Erregung in eine andere dienen.

Beim unverletzten Tiere ist diese Depression dagegen gar nicht vorhanden, so daß man glauben könnte, die Hemisphären seien Gebilde, welche dem Eintreten der Reflexdepression ein Hindernis in den Weg legen. Gleichwohl würden sich die Hemmungsmechanismen während des Lebens in dauernder tonischer Erregung befinden, die durch Vermittlung sensibler Nerven zustande kommt.

Die Lehre von SETSCHENOW spielte eine große Rolle in der Geschichte unseres Gegenstandes. Vielfach wurden gewichtige Einwände gegen sie erhoben. Daß z. B. eine derartige Herabsetzung des Reflexvermögens auch dem Rückenmark selbst zukommt, wies LEWISSON (107) nach. Ein Rückenmarksfrosch zeigt nämlich eine erhebliche Depression seiner Reflexerregbarkeit (nach dem TÜRCKschen Verfahren geprüft), wenn zu gleicher Zeit eine andere, mit dem Rückenmark noch sensibel verbundene Hautpartie mechanisch stark und dauernd (mittels einer Schieberpincette) gequetscht wird.

Durch Faradisation des zentralen Ischiadicusstumpfes ist ebenfalls gelegentlich eine derartige Herabsetzung der Reflexerregbarkeit der gegenüberliegenden Extremitäten zu erzielen (VERWORN, 183; BIEDERMANN, 34). VERWORN (183) wies nach, daß diese Reflexhemmung nicht den geringsten Einfluß auf die durch künstliche elektrische Reizung geprüfte direkte Erregbarkeit des Ischadicusstammes entfaltet.

Verschiedene Hemmungserscheinungen hatte schon GOLTZ (75) auf reflektorischem Wege erzielt, war jedoch zu einer anderen Auffassung dieser Vorgänge gelangt. Daß der Quakreflex unterdrückt wird, wenn sensible Nerven gleichzeitig intensiv gereizt werden, wurde schon oben erwähnt (370). Eine weitere Hemmungserscheinung fand GOLTZ bei dem von ihm entdeckten, durch Beklopfen des Bauches ausgelösten Herzvagusreflex. Er hatte nämlich gefunden, daß man durch mechanische Reizung der Eingeweide auf reflektorischem Wege durch Vermittlung des Vagus Verlangsamung und Stillstand des Herzens erzielen kann. Am regelmäßigsten gelingt der Versuch, wenn man dem Frosch wiederholt gegen die unversehrten Bauchdecken klopft. Er beobachtete nun, daß dieser Reflex völlig ausbleibt, wenn man zugleich oder kurz vorher die Haut der Gliedmaßen stark elektrisch oder mechanisch reizt.

Eine ähnliche Hemmung fand GOLTZ ferner bei dem sonst nie versagenden Umklammerungsreflex, der bei geköpften brünstigen Männchen bei Reiben der Brusthaut mit dem Finger eintritt. Dieser Reflex bleibt häufig aus, wenn man gleichzeitig die Haut des Tieres mit Essigsäure bepinselt.

Die Erklärung, die GOLTZ für alle diese Hemmungserscheinnngen vorschlägt, ist wesentlich verschieden von der Hypothese SETSCHENOWS, daß besondere Hemmungszentren vorhanden seien. Die Erklärung von GOLTZ entspricht vielmehr der heute mehrfach vertretenen Anschauung, daß diese Hemmungsphänomene Ermüdungserscheinungen seien.

„Unsere Hypothese (schreibt GOLTZ) fußt auf der Voraussetzung, daß ein Zentrum, welches einen bestimmten Reflexakt vermittelt, an Erregbarkeit für diesen einbüßt, wenn es gleichzeitig, von irgendwelchen anderen Nervenbahnen aus, die an jenem Reflexakt nicht beteiligt sind, in Erregung versetzt wird. Diese Voraussetzung hat an sich wohl nichts Willkürliches, denn sie wiederholt ja nur den alten

Erfahrungssatz, daß ein Mechanismus, dem ein gewisser Kraftvorrat gegeben ist, um so erfolgreicher arbeitet, je einfacher die Leistung ist, die man ihm zumutet."

Selbst wenn die hinzukommende hemmende Erregung ihrerseits keinen Reflex auslöst, weil sie an sich nur schwach ist, wird sie doch imstande sein, die volle Erregbarkeit des Zentrums für den ursprünglichen Reiz etwas abzustumpfen, d. h. den früher regelmäßig arbeitenden Reflexmechanismus zu hemmen.

Die Erklärung dehnt Goltz auch auf die bekannte Hemmungswirkung des Großhirns auf die von den unteren Zentren vermittelten Reflexakte aus. „Gesetzt, ich streichele einem unversehrten Frosch über den Rücken, so wird das Tier, mich erblickend, in eine große Furcht versetzt. Mit der Furcht verbindet sich sofort der Entschluß, dem Feinde zu entrinnen. Eine sehr energische Erregung gelangt zu den Zentren der Fortbewegung und bricht vermöge der überall zahlreichen Verkettungen der nervösen Zentralorgane auch in das Quakzentrum ein, um dort das Zustandekommen des reflektorischen Quakens zu hemmen."

„Ein geköpfter Frosch wischt bekanntlich sorgfältig die Hautstelle, welche man ihm mit Säure betupft hat, ab. Aetzt man bei einem unversehrten dieselbe Stelle, so wird sich der Frosch in der Regel nicht damit befassen, die betreffende Stelle zu wischen, sondern er springt schleunigst davon. Weshalb kommt das Zentrum des Reflexmechanismus, welcher die Wischbewegung vermittelt, hier nicht zur Tätigkeit? Aus demselben Grunde wie vorhin, weil die vom Zentrum der Fortbewegung ausgehenden mächtigen Erregungen überall im Rückenmark das Spiel der kleinen örtlichen Reflexmechanismen stören."

Ebenso erklärt Goltz die Versuchsergebnisse Setschenows. „Irgendwelche Reizung von Querschnitten des Gehirns wird eine Hemmung der Rückenmarksreflexe bewirken können, weil vermöge der Weiterleitung der Erregung zu den Rückenmarkszentren diese eine Verminderung der Erregbarkeit erleiden."

Am sichersten und regelmäßigsten (so schließt Goltz seine Erörterungen) erfüllt ein Zentrum eine bestimmte Reflexfunktion, wenn aller Zusammenhang desselben mit anderen Zentren aufgehoben wird. Je zahlreicher und ausgedehnter die Verbindungen mit anderen Zentren, um so reichlicher ist die Gelegenheit zu hereinbrechenden Störungen.

„Das Gehirn ist während des Lebens in stetiger Tätigkeit, und demgemäß strömen von ihm aus gleichsam fortwährend Erregungen hinab zu den Zentren des Rückenmarks. Sind sie auch nicht immer stark genug, um zu Auslösungen von Muskelzusammenziehungen zu führen, so sind sie doch imstande, das Reflexvermögen der Rückenmarkszentren zu schwächen. Nach der Köpfung hört dieser störende Einfluß des Gehirns auf, und die Reflexerregbarkeit der Rückenmarkszentren scheint erhöht."

Goltz konnte der Lehre Setschenows auch deswegen nicht beipflichten, weil es ihm schien, „daß man, um die ganze Reihe der Tatsachen mit Setschenow zu deuten, eine wahrhaft erdrückende Menge von Hemmungszentren annehmen müßte". Andererseits erkannte Goltz an, daß seine Erklärung in manchen Punkten mit der bekannten Hypothese von Herzen und Schiff Aehnlichkeit hat, daß

nämlich den durch starke Reizung sensibler Nerven bewirkten Hemmungserscheinungen Erschöpfungsprozesse zugrunde liegen.

Dagegen schien ihm HERZENS Deutung der an Tieren mit verstümmelten Nervenzentren zu beobachtenden Erscheinungen wenig glücklich. HERZEN glaubte, die Reflexe bei geköpften Tieren seien deshalb lebhafter, weil der Reiz sich über ein geringeres Volumen von zentraler Nervensubstanz ausbreiten kann und daher mächtiger einwirkt. Als Stütze hierfür gab er an, daß nach Durchschneidung des Rückenmarks das Reflexvermögen auch in dem mit dem Gehirn zusammenhängenden Teil desselben erhöht wird. „Die von mir (fügte GOLTZ hinzu) gefundenen Versuche sprechen nicht dafür. Ein Frosch, welchem man bloß das Rückenmark durchschneidet, wird deshalb den vorgehaltenen Finger nicht umklammern, während er dies sofort tut, wenn man das Gehirn abtrennt. Auch der Quakversuch gelingt bei einem Frosch mit durchschnittenem Rückenmark durchaus nicht besser, als bei einem ganz unversehrten Tier."

8. Die Ergebnisse von künstlichen direkten Reizungen der Zentren. Im Gegensatz zu den höheren Wirbeltieren und zu den positiven Ergebnissen, die man durch Reizung der tieferen Teile erhielt, haben die Versuche mit künstlicher Reizung der Großhirnrinde beim Frosche nur zu negativen (BICKEL, 27) oder wenigstens sehr zweifelhaften Ergebnissen (vgl. LAPINSKY, 104) geführt. Daß indessen auch die Elemente dieser Gegend des Zentralnervensystems des Frosches (*Rana temporaria*) auf besondere chemische Reize mit Erregungserscheinungen zu reagieren vermögen, scheint folgende Beobachtung nachzuweisen.

Lokalisierte Applikation von Phenollösungen auf die hinteren dorsolateralen Gegenden der beiden Großhirnhemisphären bewirkt eine eigentümliche Aenderung in den zentralen Innervationsvorgängen der Stimmbildung, infolgedessen der Frosch auf schädliche (mechanische oder elektrische) Reize der Haut, außer mit den bekannten Abwehrbewegungen, mit einem unter gewöhnlichen Umständen sonst sehr selten zu hörenden Stimmlaut reagiert, der eine frappante Aehnlichkeit mit dem langgezogenen klagenden Miauen der Katzen hat (sogenannte Katzenstimme). Auch geeignete subkutane Injektion von Phenol hat unter anderem dieselbe Erscheinung zur Folge (BAGLIONI, 7). Nach BICKEL (30) ruft das Betupfen derselben Großhirngegend mit gesättigten Kreatinlösungen die gleiche Erscheinung hervor, während dabei im Gegensatz zu den Angaben von LAPINSKY (104) keine Muskelkrämpfe auftreten.

Chemische (osmotische) Reizung (durch Applikation eines kleinen Salzkristalls) der Lobi optici bewirkt nebst Zwangsbewegungen eine Aenderung im Atemrhythmus, die darin besteht, daß die Einatmungsbewegungen beschleunigt oder tetanisch, oder aber von langdauernden Ausatmungsbewegungen unterbrochen werden (H. N. MARTIN, 115).

In der Med. oblongata des Frosches liegen Elemente, deren direkte künstliche Reizung Krämpfe in sämtlichen Körpermuskeln erzeugt. HEUBEL (90), der diese Tatsache entdeckte, bezeichnete diese Zentralelemente als „Krampfzentrum" des Frosches. Als Reize verwendete er zunächst mechanische (Druckreize). Hier seine Hauptergebnisse: Reizt man mit dem Kopf einer Nadel den Sinus rhomboideus zunächst an seinem vorderen breiteren Teil, so ergibt sich als nächster

Effekt dieser Reizung folgendes. In dem Moment, da der Nadelkopf den Sinus rhomboideus berührt, erfolgt ein plötzliches heftiges Zusammenzucken des ganzen Körpers, worauf die dem Körper anliegenden Extremitäten ein wenig abduziert werden, und der Rumpf, namentlich der vordere Teil desselben, der Unterlage genähert wird, so daß das Tier nach Entfernung der Nadel platt auf dem Tische liegt. Hierauf stellen sich weitgehende Lähmungserscheinungen ein (Shockwirkung): Aufhören der willkürlichen Bewegungen, Herabsetzung der Reflexerregbarkeit, Schwinden des Cornealreflexes, des Lagereflexes. Diese Lähmungserscheinungen gehen jedoch vorüber, wenn die Reizung schwach war und nur einmal vorgenommen wurde.

Dagegen erhält man, neben den geschilderten, andere wesentlich von diesen verschiedene Ergebnisse, wenn der Reiz sich der Spitze des Calamus scriptorius nähert oder diesen hintersten Endpunkt der Rautengrube selbst trifft. Es treten dann wiederholte Anfälle krampfhafter zum Teil koordinierter, zum Teil unkoordinierter Bewegungen auf, die wohl den größten Teil der Rumpf- und Extremitätenmuskeln betreffen. Die Reizbarkeit dieses Punktes ist jedoch eine kurzdauernde; im günstigsten Falle gelingt es, 3—4mal durch wiederholte Reizung jener zirkumskripten Stelle die Krampfanfälle zu erzeugen. Sodann erweist sich jede weitere Reizung als erfolglos.

Durch sukzessive Abtragung der höheren Hirnpartien wies Heubel nach, daß keiner dieser Hirnteile (Großhirn, Thalami optici, Corpora bigemina, Cerebellum, der vorderste Abschnitt der Med. oblongata) für das Zustandekommen der allgemeinen Krämpfe von Bedeutung ist. Die Grenzen des Zentrums (welches Heubel mit dem schon vorher von Nothnagel bei den höheren Wirbeltieren entdeckten „Krampfzentrum“ identifizierte) würden nach vorn zu mit einer Linie, die den Sinus rhomboideus in eine vordere und hintere Hälfte teilt, zusammenfallen (oder diese Linie um ein weniges nach vorn hin überragen); nach hinten zu würden sie etwa 1—$1^1/_2$ mm hinter der Spitze des Calamus liegen.

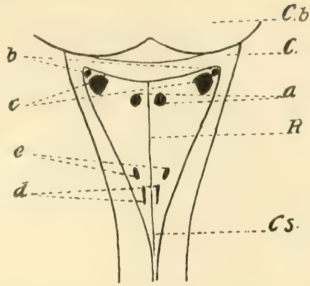
Auch chemische Reize (10-proz. NaCl-Lösung, Pikrotoxin, 10-proz. Harnstoff-, Aetzammoniak-, Salmiaklösungen u. a.) rufen, auf dieselbe Gegend appliziert, die nämlichen Krämpfe hervor.

M. Lapinsky (104) bestätigte die obigen Angaben von Heubel, indem er sich des Kreatins bediente, das er auf das verlängerte Mark des Frosches applizierte. Nur behauptete er außerdem, daß auch die Hirnrinde auf ähnliche chemische Reizung mit besonderen Krämpfen reagiert, wogegen sich jedoch namentlich Bickel (vgl. oben) aussprach.

N. Muchin (126), der unter Leitung von W. Kühne und nach seiner Methode der unipolaren elektrischen Reizung experimentierte, stellte fest, daß im Gegensatz zu der vielverbreiteten Theorie der Unerregbarkeit der Zentren für künstliche Reize (vgl. auch Baglioni, 15) die zentrale graue Substanz des verlängerten Marks, speziell die Kerne der motorischen Gehirnnerven durch elektrische Reize erregbar sind. Mit seiner Methode konnte Muchin ferner verschiedene Zentren am Boden des vierten Ventrikels lokalisieren (Fig. 46).

An dem Kopfmark der für derartige Versuchszwecke geeigneten völlig isolierten Cerebrospinalachse der Kröte (*Bufo vulgaris*, Fig. 47) fand Baglioni (15) unter Anwendung der Reizmethode folgende Tatsachen.

Fig. 46. Vergrößerte schematische Darstellung der Rautengrube des Frosches (nach N. MUCHIN). *C.b.* Corpus bigeminum, *C* Cerebellum, *R* Raphe des Bodens des IV. Ventrikels, *Cs* Calamus scriptorius, *a* der Punkt für den N. abducens (Einziehen des Auges in die Augenhöhle), *b* den Punkt für den M. levator bulbi (Heraustreten des Auges), *c* das Facialisfeld (Zuckungen in den Gesichts- und Unterkiefermuskeln); *d* die Hypoglossuslinie (Zuckung der Zunge), *e* der Punkt für den M. cucullaris (Vagusgruppe, Bewegung des Kopfes nach der Seite der Reizung und etwas nach hinten).



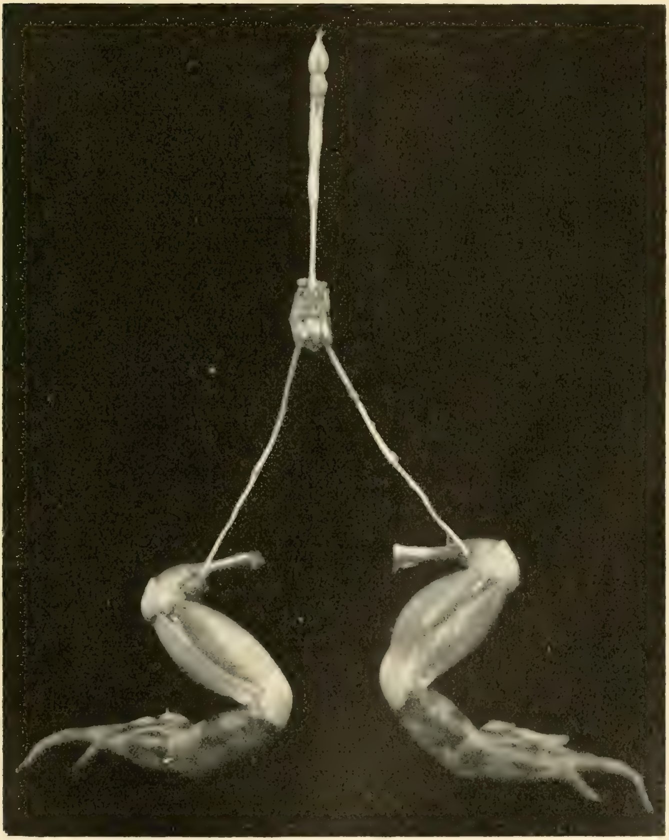


Fig. 47. Zentrenpräparat der Kröte *(Bufo vulgaris)*.

a) Punktförmige, mittels einer besonderen Fadenelektrode applizierte faradische Reizung der einen Eminentia acustica (die etwa in den zwei oberen Drittel der Dorsalfläche des Kopfmarks liegt) bewirkt an beiden Hinterpfoten dauernde tonische Muskelkontraktionen, die meistens einen verschiedenen Gesamteffekt haben. Während nämlich das Glied der Seite, wo die Kopfmarksreizung stattfand, eine halbgebeugte Haltung zeigt, wird das andere Bein dauernd tonisch gestreckt. Dieselbe Gegend der Rautengrube reagiert in der gleichen Weise auf schwache mechanische Reize. Lange anhaltende elektrische Dauerreizung dieses höheren Zentrums scheint sonst keinen feststellbaren Einfluß auf die Reflexerregbarkeit der Lendenzentren auszuüben.

b) Auf dieselbe Gegend des Kopfmarks beschränkte Einwirkung des Strychnins ruft ebenfalls eigentümliche Erregungserscheinungen in den Muskeln der Hinterbeine hervor.

Die möglichst genaue Lokalisierung der Giftwirkung suchte Baglioni dadurch zu erreichen, daß er kugelige Wattebäuschchen (von 1—2 mm Durchmesser) mit stark verdünnten Giftlösungen getränkt (Strychnin meist 1:10000 Teile physiologischer NaCl-Lösung), auf der bestimmten Gegend während etwa 5—10 Minuten aufliegen ließ. Zur Einschränkung bzw. Verhinderung einer etwaigen Ausbreitung des Giftes auf benachbarte Partien trägt bei dem vorliegenden Zentrenpräparat auch seine Blutleere bei. Daß die Applikation des Giftes auf die Med. oblongata tatsächlich beschränkt blieb, wird übrigens dadurch bewiesen, daß nachträgliche Abtrennung des Rückenmarks vom Kopfmark die Erregungserscheinungen völlig aufhebt.

Schwache Reizung der Fußhaut löst zunächst einen typischen Anfall von Strychninstreckkrämpfen aus, der jedoch nicht lange anhält und von einem Stadium normaler Reflexerregbarkeit der Lendenzentren unmittelbar gefolgt wird. Während dieses Stadiums sind nämlich stärkere Hautreize notwendig, um Reflexe auszulösen, und diese gehen in durchaus normaler Weise vonstatten, d. h. es treten keine unkoordinierten Streckkrämpfe auf, sondern die gewöhnlichen Bewegungen, z. B. des Fußanziehens. Erst nach einigen Minuten Ruhepause tritt wieder ein neuer Krampfanfall auf, dem ebenfalls eine Periode normaler Tätigkeit unmittelbar nachfolgt.

Durch sukzessive Abtragungen der verschiedenen Hirnteile wurde festgestellt, daß die dabei tätige, von Strychnin affizierte Gegend im oberen Drittel des Kopfmarks gelegen ist. Hier gibt es also sensible Elemente von derselben Natur, wie die in der hinteren Hälfte des Rückenmarks gelegenen, welche direkte Beziehungen zu den afferenten Nervenbahnen einerseits und zu den motorischen Elementen der Lendenanschwellung andererseits besitzen. Hier läge also ein wahrer typischer Fall von langen Reflexbögen vor (vgl. unten die Untersuchungen von Gad, 70).

Auf vorübergehende Arbeitslähmung der in Rede stehenden sensiblen (Koordinations-)Mechanismen des Kopfmarks ist offenbar die Tatsache zurückzuführen, daß einem Krampfanfall eine Zeitperiode normaler Reflextätigkeit nachfolgt, während welcher die nicht vergifteten Lendenzentren normale Reflexe vermitteln können.

Baglioni glaubt, daß die dabei in Betracht kommende Gegend der Med. oblongata die Zentren des Ohrlabyrinthes enthält, welche

durch die künstlichen Reize zu der abnormen Tätigkeit veranlaßt werden.

H. RENAULD (140), der die durch Reizung des N. ischiadicus ausgelöste Reflexkontraktion der M. gastrocnemius der gegenüberliegenden Seite beim Frosch unter verschiedenen Versuchsbedingungen unter Anwendung der graphischen Methode untersuchte, fand ebenfalls, daß die Med. oblongata eine reflektorische tonische Wirkung auf die Kontraktion des genannten Muskels ausübt. Die Gegend, die diese Wirkung am deutlichsten zeigt, liegt nach ihm in der Mitte des Sinus rhomboideus, d. h. 2—3 mm unterhalb der hinteren Grenze des Kleinhirns.

B. Die Funktionen des Rückenmarks.

1. Die Untersuchungen von GOLTZ. Die Frage nach der Rückenmarksseele. GOLTZ (75) war ein Gegner der bekannten PFLÜGERschen Theorie, daß das Rückenmark eine Seele mit überlegendem Bewußtsein besitze. Er unterzog die Reflexbewegungen des Rückenmarksfrosches einer eingehenden Analyse, um seinem oben (p. 354) erwähnten Plan gemäß festzustellen, ob das Rückenmark ein Anpassungsvermögen zeigt. Zu diesem Zwecke suchte er nämlich künstliche Hindernisse zu schaffen, die die Ausführung der betreffenden Reflexe erschwerten. „Wird das Ziel mit Umgehung der Hindernisse erreicht, und müssen wir uns sagen, daß maschinenartige Vorrichtungen dasselbe nicht würden haben leisten können, so werden wir, ganz analog wie bei den Tieren ohne Großhirn, Anpassungsvermögen auch im Rückenmark annehmen müssen."

a) Der erste Rückenmarksreflex, den GOLTZ dabei in Betracht zog, war die von VOLKMANN zuerst beschriebene, dann von BRONDGEEST als Reflextonus gedeutete gebeugte Haltung der Hinterbeine, durch die das enthauptete Tier dieselben immer wieder an den Leib anzieht. Ein erstes Hindernis, das GOLTZ der Ausführung dieses Anziehreflexes entgegenstellte, nämlich einen Faden, mit dem er die beiden Füße befestigte, ergab kein brauchbares Resultat. Um so besser bewährte sich dafür der folgende Versuch: Man gebe einem Frosch, dem man zuvor das Großhirn genommen hat, die Stellung der Fig. 48. Man verschränke also die Hinterbeine derartig ineinander, daß die Dorsalfläche des einen Fußgelenkes umgriffen wird von der Dorsalfläche des anderen Fußgelenkes, während beide Hüftgelenke und Kniegelenke gebeugte Haltung haben und die gekreuzten Füße auf den Rücken des Tieres zu liegen kommen. Der Frosch sträubt sich anfangs gegen diese wunderliche Lagerung seiner Gliedmaßen



Fig. 48. Frosch mit verschränkten Beinen, nach GOLTZ.

und strebt danach, sie schleunigst wieder auseinanderzulegen. Wenn man ihn aber eine Weile in der angegebenen Lage festhält, so beruhigt er sich allmählich und bleibt nach Entfernung der Hände mit gekreuzten Beinen liegen. Nach Verlauf einiger Minuten löst er plötzlich von selbst die Beine auseinander und bringt sie in die bekannte Stellung, welche Frösche im Ruhezustande einzunehmen pflegen. Man schneide jetzt demselben Frosch den Kopf ab und bringe dann seine Beine wieder in die verschränkte Stellung. Er wird sich auch nun anfangs sträuben, aber bald ruhig werden. Nach Entfernung der Hände bleibt er zunächst regungslos mit verschränkten Beinen sitzen. Dann sieht man ein Zucken in den Füßen, als wenn der Frosch die Beine auseinanderlegen wollte, aber er kommt nicht zum Ziel. Auch Frösche, die außer dem Rückenmark fast noch die ganze Med. oblongata besitzen, sind außerstande, die gekreuzten Beine zu lösen. Reizt man einen solchen Frosch durch Anbringung schädlicher Reize, kneift man ihm z. B. mit der Pincette oder ätzt irgendwo, so löst er die Beine sofort. Als Nebenwirkung der Reizung sehen wir also in diesem Falle außer sonstigen Reflexerscheinungen immer eine Lösung der Verschränkung eintreten. Der enthirnte Frosch vermag demnach sehr leicht die Füße richtig zu lagern. Wenn er es, sich selbst überlassen, nicht tut, so müssen besondere Gründe dafür vorhanden sein. Diese Gründe liegen nach Goltz eben darin, daß der enthirnte Frosch das der richtigen Lagerung entgegenstehende Hindernis nicht zu überwinden weiß, weil er kein Anpassungsvermögen hat. Heute dürfte jedoch eine solche Erklärung vielleicht nicht als die einzig mögliche anzusehen sein, denn man könnte den Unterschied zwischen dem Verhalten des hirnbesitzenden und des hirnlosen Frosches viel einfacher dadurch erklären, daß beim ersteren die von den Hirnteilen herabsteigenden Erregungen, ebenso wie die schädlichen Hautreize beim Rückenmarksfrosche, auf die Lagerungszentren der unteren Teile bahnend einwirken. Dieser Erklärung scheint übrigens auch Goltz in seinen weiteren Ausführungen zuzuneigen, indem er annimmt, daß bei dem im Besitze des Gehirns befindlichen Frosch die abnorme Lagerung der Hinterbeine nicht bloß die Rückenmarkszentren, sondern auch ein anderes in den Vierhügeln und im Kleinhirn gelegenes Hirnzentrum erregt, welches der richtigen Lagerung des Körpers und der Gliedmaßen vorsteht und auf das auch Cayrade (48) aufmerksam gemacht hat.

b) Ein anderer Rückenmarksreflex, den Goltz auf sein etwaiges Anpassungsvermögen prüfte, war der von ihm früher eingehend untersuchte Umklammerungsreflex enthaupteter Froschmännchen (vgl. unten). „Wenn man einen geköpften männlichen Frosch in der Rückenlage auf einem Brettchen befestigt und ihm mit dem Zeigefinger der einen Hand die Brusthaut drückt und reibt, so fahren die beiden Arme wie eine losgelassene elastische Feder auf den Finger zu. Hindert man nun den einen Arm des Frosches daran, die Umklammerung des Zeigefingers zu vollziehen, indem man z. B. mittels der anderen freien Hand die Hand des Frosches wegdrückt, so nimmt man keinerlei Abänderungen der Muskelaktion wahr, aus der man etwa entnehmen könnte, daß das Tier bedacht ist, den erstrebten Zweck, nämlich die Umklammerung des Fingers mit Beseitigung des entgegenstehenden Hindernisses zu erreichen. Eine kleine Bewegung des Froscharmes nach vorn oder rückwärts würde ihn sogleich von der Hemmung be-

freien, aber nichts Derartiges erfolgt. So gibt das Tier also auch bei diesem Akt keine Spur von Anpassungsvermögen zu erkennen."

c) Die dritte Form der Rückenmarksreflexe, welche Goltz auf ihr Anpassungsvermögen untersuchte, waren die weit komplizierteren und mannigfaltigeren Abwehrbewegungen. „Bekanntlich macht das enthauptete Tier, wenn man seine Haut irgendwo reizt, Bewegungen, welche fast durchweg den Charakter der Zweckmäßigkeit haben. Kneift man ihn irgendwo, so wird das verletzende Werkzeug mit einer der Gliedmaßen fortgeschleudert. Betupft man ihm die Haut mit Säure, so wird die gereizte Stelle sorgfältig abgerieben. Die Mannigfaltigkeit dieser Bewegungen ist erstaunlich. Sie wechseln nicht bloß je nach der Form der Reizung, die man anwendet. Auch wenn man genau dieselbe Hautstelle in derselben Weise reizt, sieht man zu verschiedenen Zeiten das geköpfte Tier in abweichender Weise verfahren." Doch sind weder die hohe Zweckmäßigkeit noch die große Mannigfaltigkeit dieser Bewegungen für Goltz ausreichende Gründe, sie „als Ausfluß von Seelentätigkeit anzusehen". Denn sie können alle der Ausdruck ebensovieler vorgebildeter Reflexmechanismen sein. „Wir müssen auch hier zusehen, ob das enthirnte Tier, ähnlich wie das unversehrte Geschöpf, das Ziel der Abwehrbewegungen auch dann erreicht, wenn ihm besiegbare Hindernisse in den Weg gelegt werden, wenn es mit einem Wort Anpassungsvermögen äußern muß."

Der bekannte zur Beantwortung dieser Frage von Pflüger angestellte Versuch beweist nach Goltz in dieser Hinsicht nichts. „Pflüger sah, daß ein Frosch, dem er ein Bein amputiert hatte, das unverletzte Bein der entgegengesetzten Seite zum Abwischen einer mit Essigsäure betupften Stelle benutzte, während das unverstümmelte Tier im selben Fall das Bein derselben Seite dazu verwendete. Er glaubt, das Tier suche und finde in diesem Versuche ein neues Mittel zur Abwehr, nachdem das gewohnte nächstliegende durch die Amputation vernichtet ist. Erwägt man aber, daß der nicht amputierte geköpfte Frosch keineswegs immer dieselbe Gliedmaße benutzt, sondern ausnahmsweise auch die der anderen Seite neben jener verwertet, so verliert Pflügers Gedankengang die überzeugende Wirkung."

Viel bedeutungsvoller sind in dieser Hinsicht nach Goltz folgende, zu wenig bekannt gewordene Versuche von Auerbach. „Wenn man bei einem enthaupteten Frosch, der auf den Rücken gelegt wurde und nach einiger Zeit seine Beine wie gewöhnlich an den Leib gezogen hat, dann die Haut über einer Wade oder die Plantarseite des Tarsus benetzt, so tritt die folgende Bewegung ein: Das Tier streckt beide Beine aus, nähert sie zugleich gegeneinander, so daß sie sich in der Verlängerung der Mittellinie des Körpers begegnen, und reibt nun ihre unteren Partien mit den Plantarseiten aneinander durch alternierende Beuge- und Streckbewegungen. Diese Bewegungen gehen ziemlich in derselben Ebene vor sich, in welcher der Rumpf des Tieres liegt. In einem folgenden Versuche verlagerte Auerbach nun das gereizte linke Bein in eine ganz verschiedene Ebene, indem er nach Befestigung des Tierrumpfes den Fuß in die Höhe hob und das Bein durch Flexion im Hüftgelenk bis beinahe zu senkrechter Richtung emporhielt und nach außen abduzierte. Nach Benetzung derselben Hautgegenden verfehlte zwar in der ersten Zeit das rechte Bein die gereizte Stelle, sehr bald aber richtete es sich mehr in die Höhe, zugleich weiter nach der linken Seite hinüber und erreichte so die

schmerzende Gegend, welche dann in dieser ungewöhnlichen Stellung gerieben wurde.

In diesem Experimente war der schmerzende Teil in veränderter Lage. Man hat aber häufig Gelegenheit zu beobachten, daß nach einer Reizung die erste Reflexbewegung verschieden ausfällt, je nach der Lage, in der sich das reibende Glied vor Beginn derselben befunden hat. Wenn man eine Stelle der Brust- oder Oberbauchgegend benetzt und das in der Gegend des Atlas durchschnittene Tier seinen Arm auf derselben Seite gerade nach vorn liegen hat, so wischt es die geätzte Stelle einfach durch abwechselnde Streckungen und Bewegungen jenes Armes. Liegt aber der Frosch zur Zeit der Reizung zufällig mit dem Rücken auf diesem Arm, so daß dieser sich zwischen Rücken und Tisch befindet, so kann das Strecken und Beugen des Armes in dieser Lage zu keiner Reibung der Vorderfläche des Rumpfes führen; deshalb bringt der Frosch den Arm erst nach vorn herum und fängt dann an zu reiben. Aehnliche einleitende Bewegungen sehen wir in anderen Fällen die Hinterextremitäten vornehmen, wenn sie sich in einer für die Reizung bestimmter Stellen ungünstigen Position befunden haben. Wenn also die chemische Reizung einer Körperstelle ein bestimmtes Glied in Tätigkeit setzt, so ist die Bewegung desselben nicht immer genau dieselbe; aber immer läuft sie darauf hinaus, daß die gereizte Stelle gerieben wird. Wenn man (so schließt Auerbach) alle diese Erscheinungen in Betracht zieht, so kann man nicht anders als glauben, daß diese Reibung der geätzten Stelle als vorgestellter Zweck das Treibende jener Bewegung ist, und daß dieses Streben bestimmt wird durch eine lokalisierte Empfindung des Schmerzes und geleitet durch eine Gebrauchskenntnis der motorischen Apparate."

Goltz genügen jedoch diese Gründe nicht zur Annahme einer Rückenmarksseele. Mit Recht bemerkt er, daß durch die verschiedenen Lagerungen der Extremitäten (die die Körperhaltung bedingen) verschiedene afferente Impulse entstehen, die, auf die Rückenmarkszentren einwirkend, die Reflexe mitbestimmen. Es ist denkbar (sagt er), daß die Muskelkombinationen, welche in Tätigkeit geraten, wenn eine Körperstelle in irgendeiner Weise gereizt wird, jedesmal reguliert werden durch die im selben Augenblick vorhandene Körperhaltung. Genauer betrachtet (fügt Goltz hinzu) ist diese Regulierung nicht wunderbarer als die andere, daß die Muskelkombination sich ändert nach der Form und der Angriffsstelle des Reizes.

In seinen Versuchen suchte Goltz zunächst bei dem Rückenmarksfrosche die mechanischen Bedingungen der Beinbewegungen (durch Zerbrechen der Oberschenkel, durch Annähen der Haut über der linken Achillessehne an die Haut der rechten Kniekehle) zu ändern. Er sah jedoch, daß das Tier trotzdem imstande war, nach der Reizeinwirkung die benetzte Stelle zu reiben. Doch würde durch diese Ergebnisse nach ihm die Annahme eines Anpassungsvermögens des Rückenmarks nicht erwiesen, „da dasselbe geleistet werden kann von einer zweckmäßig konstruierten Maschinenvorrichtung".

In einer zweiten Versuchsreihe befestigte Goltz den geköpften Frosch in der Bauchlage mit Nägeln derartig auf einem Brettchen, daß nur die hinteren Gliedmaßen frei beweglich blieben. Er brachte dann auf dem Wege, den die Gliedmaßen bei den Abwischbewegungen zurücklegen, ein Hindernis an, indem er z. B. weit hervorragende

Nägel ins Brett einschlug oder eine fixierte Scheibe aufstellte. Die Gliedmaße stößt nach Reizung der Haut an das Hindernis. Aendert sich nun das Muskelspiel, indem die Gliedmaße ganz abweichende Bewegungen macht, um zunächst um das Hindernis herumzukommen, so wird man dies als eine Kundgebung des Anpassungsvermögens ansehen können. Goltz stellte derartige Versuche in großer Zahl und unter verschiedenen Versuchsbedingungen an; er sah aber nie, daß der geköpfte Frosch Bewegungen zur Ueberwindung des Hindernisses ausführte. Allerdings zeigten unversehrte Frösche unter denselben Versuchsbedingungen kein größeres Geschick: „Der behirnte Frosch hat aber das Manko, welches er hier zeigte, auf andere Weise so zu sagen gutgemacht. In der Sphäre der Fortbewegung und der Bewegungen zur Erhaltung des Gleichgewichtes gab er unzweideutige Beweise von Seelenvermögen. Dagegen (schließt Goltz) habe ich keinen überzeugenden Beweis dafür gefunden, daß der hirnlose Frosch Seelenvermögen hat. Darum spreche ich es ihm ab."

Ein Versuch, der nach Goltz den tiefgehenden Unterschied in dem Empfindungsvermögen zwischen einem Rückenmarksfrosch und einem hirnbesitzenden Frosch am besten darlegt, wäre der folgende. Man setzt in ein Wasserbad einen normalen, zur Ausschaltung der Gesichtsreize geblendeten, oder auch einen großhirnlosen und einen geköpften Frosch, dem man die Hinterbeine verschränkt hat (vgl. oben). Hierauf wird das Wasserbad langsam erwärmt. Beide Frösche bleiben ganz regungslos sitzen, bis die Temperatur des Wassers 32,5° erreicht hat. Da beginnt der hirnbesitzende Frosch eine Reihe verschiedenartiger heftiger Bewegungen auszuführen. Er bewegt den Kopf nach oben, atmet schneller, sucht wiederholt aus dem Behälter hinauszuspringen. Schließlich stirbt er unter tetanischen Krämpfen, nachdem das Wasser inzwischen allmählich die Temperatur von etwa 42,5° erlangt hat. Währenddessen hat der Geköpfte mit verschränkten Füßen ruhig dagesessen. Bei 37,5° machte er mit den Hinterbeinen zuckende Bewegungen, als wenn er die verschränkten Füße auseinanderbringen wollte. Bald wieder beruhigt, blieb er regungslos sitzen. Um die Zeit, als der Behirnte in Krämpfe verfiel, begann bei dem Geköpften die Wärmestarre der Muskeln. Ohne daß die verschränkten Füße sich lösten, wurden die Schenkel ganz allmählich etwas nach hinten gestreckt, und das ganze Tier dabei hart und steif.

Bei Wiederholung dieses Versuches von Goltz fand jedoch später Steiner (170), daß auch der geköpfte Frosch bei einer gewissen Temperatur deutliche Bewegungen ausführt.

Daß aber die tetanischen Krämpfe nur bei dem hirnbesitzenden Frosch und nicht bei dem Rückenmarksfrosch unter den angegebenen Versuchsbedingungen auftreten, haben neuerdings H. Winterstein und H. Geinitz (73) bestätigt und näher untersucht. Sie fanden nämlich, daß das der Wärmelähmung vorangehende Erregungsstadium von der Med. oblongata, sehr wahrscheinlich vom Atemzentrum ausgelöst wird; nur die mit diesem verbundenen Teile des Zentralnervensystems zeigen Erregungserscheinungen.

2. Untersuchungen von Steiner. Geköpfte *Salamandra maculata* wie *Triton cristatus* reagieren nach Steiner (170) auf lokal auf die Haut einwirkende Wärmereize nicht bloß durch Muskelbewegungen der vom Reiz getroffenen Körpergegend, sondern auch

durch kompliziertere (mitunter Abwisch-)Bewegungen der Hinterbeine und des Schwanzes. Beim Frosch (und der Eidechse) sollen die durch ähnliche lokalisierte Hautwärmereize ausgelösten Reflexe in einfachen Einziehbewegungen der vom Reiz getroffenen Körpergegend bestehen.

Daraus schließt Steiner, „daß die Reflexerscheinungen am Rückenmark der Tiere aus den verschiedenen Tierklassen sich durchaus verschieden verhalten, so zwar, daß die auftretende Bewegung das eine Mal, z. B. beim Frosch, sich auf die Stelle beschränkt, auf welche der Reiz eingewirkt hat, während in anderen Fällen die Bewegung sich über einen weiteren Teil des vom Rückenmark innervierten Gebietes ausbreitet .... Wenn auf den Wärmereiz eine Bewegung auftritt, so bleibt dieselbe beim Frosch auf die gereizte Metamere beschränkt, während sich dieselbe beim Haifisch über alle vorhandenen Metameren fortpflanzt, dazwischen liegen die übrigen Fälle."

Dieses verschiedene Verhalten würde der verschiedenen Lokomotionsfähigkeit entsprechen, welche die verschiedenen Rückenmarkstiere zeigen, indem „überall da, wo das Rückenmark aus lokomobilen Metameren besteht, der peripher einwirkende Reiz nicht auf die gereizte Metamere beschränkt bleibt, sondern sich über alle oder mehrere Metameren fortpflanzt, je nachdem die Lokomobilität im ganzen Rückenmarke oder nur in Teilen desselben erhalten ist".

3. Die Anordnung der Reflexzentren im Froschrückenmark. J. Gad (70) verdanken wir einige wichtigen Erfahrungen über den funktionellen Bau des Froschrückenmarks. Durch Messung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung längs des freigelegten Rückenmarks suchte er zunächst die Frage nach dem Bestehen direkter motorischer Leitungsbahnen zu beantworten. Dabei fand Gad, daß die Verzögerung im Rückenmark mindestens fünfmal so groß ist wie der Leitung durch motorische Nervenfasern von der gleichen Länge ($1-1^1/_2$ cm) entsprechen würde. In einigen Versuchen betrug die Verzögerung für starke Reize 6,4 tausendstel Sekunden, für schwache Reize 8,7. Die Verzögerung in einer gleich langen Strecke eines motorischen Nerven würde höchstens eine tausendstel Sekunde betragen haben. Gad hält es für sehr wahrscheinlich, daß diese Verzögerung durch die eingeschalteten großen motorischen Zellen der Vorderhörner bedingt wird.

Die zweite Frage, die Gad zu lösen suchte, war die nach dem Vorhandensein von kurzen Reflexbögen im Lumbalmark des Frosches. „Unter kurzen Reflexbögen kann man solche verstehen, bei denen der reflektierende Apparat in wesentlich gleicher Höhe mit dem Aus- und Eintritt der zentripetalen und zentrifugalen Bahnen liegt." Die Existenz solcher im Lumbalmark des Frosches geschlossenen Reflexbögen wurde stark in Frage gestellt durch die Angaben von Sanders-Ezn (148), Koschewnikoff (100) und Eckhard (63), nach denen das Rückenmark des Frosches unterhalb der 7. Wurzel keine Reflexe vermitteln sollte. Allerdings hatte schon Masius (117) nicht nur dem Lumbalmark des Frosches im ganzen, sondern jedem einzelnen, einem Wurzelpaar entsprechenden, Rückenmarkssegment die Fähigkeit zugesprochen, Reflexe zu vermitteln. Doch hält Gad die Angaben von Masius nicht für überzeugend, weil er keine Beschreibung

des direkt von ihm Beobachteten gibt, und weil die von ihm benutzte Methode (bei welcher das Rückenmark ohne Eröffnung des Wirbelkanals durchschnitten wird) überhaupt kaum geeignet sein dürfte, sichere Resultate zu liefern. Die einzige zuverlässige Methode besteht darin, den Rückenmarkskanal zu eröffnen und an dem freigelegten Rückenmark zu operieren. Bei Anwendung dieser Methode erhielt Masius aber ebensowenig wie die anderen genannten Forscher positive Resultate.

Gad, der sich ebenfalls der letzteren Methode bediente, mit der Modifikation jedoch, daß die Tiere hierauf schonend behandelt und erst später vorsichtig auf ihre Reflextätigkeit untersucht wurden, erhielt dagegen positive Ergebnisse. Frösche, denen nach diesem Verfahren das Rückenmark an der Austrittsstelle der 8. Wurzel durchtrennt war, zeigen nach ihm in der Tat unmittelbar nach der Operation keine Reflexe an den Hinterbeinen. Mit ziemlicher Sicherheit kann man aber darauf rechnen, daß sich bei genügendem Zuwarten nach einer halben, ganzen, ja wohl auch erst nach 2 Stunden recht beträchtliche Reflexe an den Hinterbeinen demonstrieren lassen. Die dann zur Beobachtung kommenden Reflexe sind allerdings in mehrfacher Beziehung von den gewöhnlichen Reflexen verschieden. In erster Linie erweisen sich dauernd als ganz unempfindlich diejenigen Hautpartien, in denen sich, nach Koschewnikoff (100) keine sensiblen Fasern der 10. oder 9. Wurzel verbreiten, so namentlich die Streckseite des Ober- und Unterschenkels. Am empfindlichsten sind stets Fußsohle und Hacke sowie Aftergegend. Wechselnd sind die Erfolge an den Zehen, ihre Empfindlichkeit ist manchmal zurückgekehrt, manchmal nicht.

Von keiner der genannten Hautstellen aus erhält man die gewöhnliche Reflexbewegung des normalen Tieres, nämlich Anziehen des Beines in die sprungbereite Haltung oder Sprungbewegung. Sind die Zehen empfindlich, so ruft leichter Druck derselben Dorsalflexion des gereizten und häufig auch des anderen Fußes hervor. Selten erstreckt sich die Beugebewegung auf das Knie oder gar auf das Hüftgelenk. Weit leichter und bei genügender Restitution auch weit heftiger treten aber Bewegungen auf, die man am normalen Frosch überhaupt nicht zu sehen bekommt, und zwar bei Kneifen oder auch schon bei Berühren der Haut an Fußsohle, Hacke oder After. Die häufigste Bewegung ist ein Grätschen mit Auswärtsrollen des gestreckten Beines, welches dann sehr auffallend ist, wenn man bei der Prüfung das unter der Achsel leicht gehaltene Tier frei hängen läßt. Es ist dies eine Bewegung, wie sie durch alleinige Kontraktion der hintersten Portion des Triceps femoris (Vastus externus) erzeugt werden kann. Weniger auffallend, doch ebenso charakteristisch für das untere Lumbalmark ist ein anderer Reflex, welcher am leichtesten durch Kneifen der Aftergegend auszulösen und an dem auf dem Bauch liegenden Tier zu beobachten ist. Er besteht in Kontraktion des M. coccygeo-iliacus, durch welche das Steißbein gesenkt und die Wirbelsäule gehoben wird.

Die tiefsten Durchtrennungen, nach denen Gad und sein Mitarbeiter Hirsch noch Wiederkehr von Reflexen sahen, waren unmittelbar unterhalb des Eintrittes des 8. hinteren Wurzelpaares ausgeführt.

Von einer segmentären Anordnung der Reflexzentren im Froschrückenmark (so schließt Gad aus obigen Ergebnissen) von der Art, daß der ganze, der motorischen und sensiblen Wurzel eines Wurzel-

paares gemeinsame, reflektierende Apparat innerhalb des diesem Paare entsprechenden Rückenmarkssegmentes vereinigt läge, wie Masius anzunehmen scheint, kann also allerdings wohl nicht die Rede sein. Die oben nachgewiesenen kurzen Reflexbögen des 9. Wurzelpaares bilden eben nur einen Teil des den sensiblen und motorischen Wurzeln dieses Paares gemeinsamen Reflexapparates.

Die dritte Frage, deren Lösung sich Gad nun zuwandte, betraf das Vorhandensein langer Reflexbögen. „Den Begriff der langen Reflexbögen würde ich gerne scharf so fassen, daß darunter solche zu verstehen seien, welche die sensiblen und die motorischen Wurzeln desselben Wurzelpaares derart verbinden, daß sie in Rückenmarkssegmente, die anderen Wurzelpaaren angehören, hineinragen.“ Die Existenz solcher Bögen war schon durch die Angaben von Rosenthal und Mendelsohn (118) wahrscheinlich gemacht, welche nach Abtrennung des oberen Teiles des Dorsalmarks die Fähigkeit, Reflexe an dem einen Hinterbein des Frosches durch Reizung des anderen auszulösen, abnehmen sahen.

Zum experimentellen Nachweis solcher Bögen bediente sich Gad der Methode der lokalen Strychnineinwirkung. Zu den Versuchen wurde er durch einen alten Versuch Engelhardts angeregt, welcher sah, daß die mechanische Reizung und Zerstörung des Froschrückenmarks (Durchbohrung mittels eines Metalldrahtes) verschiedene Bewegungen der Schenkel erzeugt, je nach der Höhe der zerstörten Rückenmarksteile. Wenn nämlich der vordere Teil zerstört wird, so treten hauptsächlich Beugebewegungen der Oberschenkel auf, Streckbewegungen hingegen, wenn die tieferen Rückenmarkspartien zerstört werden.

Bei seinen Versuchen stellte Gad ein gewöhnliches Reflexpräparat (am besten von *Rana temporaria*) her, legte das Rückenmark vollkommen frei durch gänzliche Abtragung der Wirbelsäule bis zum 5. Wirbel. Zum Fixieren des Präparates diente eine Vorrichtung, welche aus einem Grundbrett besteht, auf dem sich ein mit Kork bekleidetes Brettchen zum Feststecken des Präparates und davor, durch eine 2 mm breite und 1 cm tiefe Rinne getrennt, ein kleineres Brettchen befindet, welches, mit einem angefeuchteten Fließpapierbausch versehen, dem Rückenmarksstumpf zur Unterlage dient. Auf das mit Kork bekleidete Brettchen wird das auf dem Rücken liegende Präparat mit 4 Nadeln so festgesteckt, daß je zwei zu beiden Seiten der Wirbelsäule eingesteckte Nadeln letztere vollkommen fixieren. Der vordere Rand des stehengebliebenen 5. Wirbels schneidet mit dem vorderen Rand des Brettchens ab und der Rückenmarksstumpf bildet durch die Luft hindurch über die Rinne auf dem Papierbausch eine Brücke, so daß er von der 3. Wurzel an letzterem aufliegt. Dieser aufruhende Teil wird mit einem ebenfalls angefeuchteten Fließpapierstreifen bedeckt. Nach Prüfung der Reflexerregbarkeit schreitet man zur lokalen Strychninvergiftung der höheren Rückenmarkspartien. Diese leitet man ein, indem man einige Tropfen einer Mischung von 1-proz. Strychninlösung mit $^1/_2$-proz. Kochsalzlösung zu gleichen Teilen auf den dem Bausch aufgelagerten Rückenmarksteil träufelt. Ist die durch die Luft geführte Partie des Stumpfes leicht nach vorn geneigt, so besteht nach Gad keine Gefahr, daß hierbei Strychnin weiter nach hinten fließt.

Bei in nicht zu kurzen Intervallen vorgenommener Prüfung der Reflexerregbarkeit fand nun Gad, daß allmählich die Tendenz zum Einnehmen der „sprungbereiten“ Haltung zunimmt, oft so beträchtlich,

daß diese Haltung wie eine elastische Gleichgewichtslage erscheint, indem jeder Versuch, das Bein aus derselben zu entfernen, auf Widerstände stößt, die mit dem Grade der Entfernung wachsen. Das Bein schnellt, losgelassen, dann in die sprungbereite Haltung zurück. Mit zu den frühesten Symptomen gehört ferner eine Erhöhung der Leichtigkeit der Ausbreitung der Reflexe auf die andere Seite. Man kann hierbei nicht selten beobachten, daß das Anziehen des gereizten Beines sich mit Streckung des anderen vergesellschaftet. Erst in dem folgenden Stadium der Vergiftung treten Erscheinungen auf, die solche Frösche gegenüber den gewöhnlichen recht deutlich kennzeichnen. Die Präparate zeigen nämlich in dem Stadium, in dem ein allgemein mit Strychnin vergifteter Frosch jedwede leichte Berührung mit intensiven Streckkrämpfen beantwortet, ebenso ausgebreitete Krämpfe desselben Charakters mit dem einzigen, aber sehr auffallenden Unterschied, daß der Gesamteffekt der krampfhaft zusammengezogenen Muskeln in intensiver Beugung der Unterextremitäten, meist in allen Gelenken, jedesfalls im Hüftgelenk. besteht. Die Haltung der Beine weicht während der Dauer dieser Beugekrämpfe mehr oder weniger von der sprungbereiten ab.

Da die nachfolgende Durchschneidung des der Giftwirkung direkt ausgesetzten Teiles des Rückenmarks, in der Höhe der 3. Spinalwurzel, diese Beugekrämpfe aufhebt, nimmt Gad an, daß durch das Strychnin die Erregbarkeit von Reflexapparaten erhöht worden war, die im oberen Teil des Dorsalmarks gelegen sind und zu Reflexbögen der Lumbalwurzeln gehören. Unzweideutiger (fügt Gad hinzu) kann die Existenz langer Reflexbögen wohl nicht nachgewiesen werden.

(In einem Spätstadium, wenn man mit dem Schnitt länger wartet, gehen die Beugekrämpfe allerdings in Streckkrämpfe über, was aber durch Diffusion des Giftes auf das Lendenmark erklärbar ist.)

Was die genaue Lokalisation des Angriffsortes des Strychnins anlangt, so hält es Gad für wahrscheinlich, daß es „solche kleine Ganglienzellen des oberen Dorsalmarks sind, die zu den tiefer gelegenen motorischen Ganglienzellen der Muskeln der Unterextremitäten und namentlich zu denen der Beuger in naher funktioneller Beziehung stehen“.

Aus diesen Versuchsergebnissen können ferner nach Gad weitere Schlüsse gezogen werden, die zur Feststellung der Art und Topographie der Reflexzentren im Rückenmark des Frosches dienen können. Es scheint nämlich, daß es zwei Arten funktioneller Koordination gibt. Die eine besteht in der räumlichen Zusammenordnung der motorischen Ganglienzellen (nach dem bekannten Typus der Nervenkerne der Augenmuskeln bei den höheren Tieren). (Diese Koordination würde nach Gad dadurch unterstützt, daß die betreffenden Ganglienzellen grobe Anastomosen besitzen und zum Teil mehr als eine motorische Wurzelfaser entsenden, im Gegensatz zu den älteren Angaben Birges, 35). Die zweite Koordinationsart besteht nach ihm darin, daß es funktionelle Kombinationen räumlich getrennter motorischer Ganglienzellen durch Vermittlung kleiner Ganglienzellen gibt, die ihrerseits in größerer oder kleinerer Entfernung von den durch sie verbundenen motorischen Ganglienzellen liegen, aber sofern sie einer bestimmten Kombination dienen, miteinander räumlich zusammengeordnet sind.

A. Bickel (29) beschreibt die Bewegungen, welche die einzelnen Abschnitte des Froschrückenmarks zu vollführen vermögen. Er durch-

schnitt das Rückenmark zwischen dem 5. und 6., dem 4. und dem 5., dem 3. und dem 4., dem 2. und dem 3. Wirbel und schließlich dicht an der Spitze des Calamus scriptorius. Vor allem beobachtete er dabei die Aenderungen in den durch schädliche Reize ausgelösten Reflexbewegungen, wie in den Bewegungen, welche in Beziehung zu der normalen Lokomotion (Kriech-, Spring- und Schwimmbewegungen) und Körperhaltung (Umdrehreflex) stehen.

Nach Querdurchschneidung des Rückenmarks zwischen dem 5. und 6. Wirbel sind die Tiere unfähig, ihre Hinterbeine an den Körper anzuziehen, wie überhaupt auf die Dauer reflektorisch zu bewegen. Nach Querdurchschneidung des Rückenmarks zwischen dem 4. und dem 5., wie zwischen dem 3. und 4. Wirbel vermögen sie dagegen fast alle bekannten Reflexe des Lendenmarks auszuführen. Namentlich sei folgende Beobachtung hier erwähnt, die für die Kenntnis der Lokomotionszentren des Rückenmarks von Bedeutung ist. Wenn das Tier auf dem Lande mit seinen normal beweglichen Armen vorwärtskriecht, so bleiben die Hinterbeine angezogen, und die Plantarflächen der Zehen gleiten über den Boden hin. Allmählich (bei rauher Unterlage früher als bei glatter) fangen auch die Hinterbeine an, unter sich wohl koordinierte Kriechbewegungen auszuführen. Eine gesetzmäßige Beziehung der Bewegungen der Arme zu denjenigen der Beine besteht dabei jedoch nicht.

Ueber die segmentäre Anordnung der Zentren im Froschrückenmark liegen widersprechende Angaben vor. Auf die reichhaltige zusammenfassende Abhandlung von van Rynberk (142) über die Frage der Metamerie verweisend, wollen wir im folgenden nur einige Hauptergebnisse erwähnen.

Daß für die in der Intumescentia post. (Lendenmark) gelegenen Zentren von einer segmentären Anordnung nicht die Rede sein kann, haben wir schon oben bei Besprechung der Untersuchungen von Gad gesehen. Masius und Vanlair (117), die eine streng segmentäre Anordnung der Zentren des Froschrückenmarks angenommen hatten, gaben für die einzelnen Zentren sowohl der Hinterbeine wie der Vorderbeine die genauen Zentren an. Für letztere würde sich das Reflexzentrum 1—1½ mm vor dem Ursprung des 2. Wurzelpaares bis hinter die Eintrittsstelle des 3. Wurzelpaares erstrecken.

Während nun die Angaben dieser Autoren bezüglich der Zentren der Hinterbeine durch die späteren Forscher keine Bestätigung erfuhren, wurde die letztere Angabe bezüglich des Reflexzentrums der Vorderbeine in neuerer Zeit an *Bufo vulgaris* bestätigt. van Rynberk (145) fand nämlich, daß bei diesem Tiere ein sehr kleiner Rückenmarkabschnitt, angeblich dem 2. Spinalsegment entsprechend, isoliert, d. h. nach Zerstörung des ganzen übrigen zentralen Nervensystems noch imstande ist, Reflexe zu vermitteln.

4. Die Beziehungen zwischen Reizart und Reflexbewegungen. Ueber das Zustandekommen verschiedener, mit der Reizstärke sich ändernder, zum Teil zweckmäßiger Reflexe bei Rückenmarkstieren berichtete schon B. Luchsinger (110, 111). Am spinalen Alpenmolch fand er, daß Kitzeln eines Vorderbeines Schreitbewegungen des schräg gegenüberliegenden Hinterbeines hervorruft, und umgekehrt auf leichte Reizung eines Hinterbeines das Vorderbein der anderen Seite reagiert. Genau das gleiche fand dann Luchsinger

an geköpften Tritonen, Eidechsen, Schildkröten (ferner an tief ätherisierten Hunden und Katzen), nicht aber am Frosch (und Kaninchen). Dieser eigentümliche gekreuzte Reflex tritt also bei all den Tieren auf, welche normalerweise eine trabartige Fortbewegung zeigen, nicht aber bei jenen, bei welchen die Bewegung eine gleichseitig symmetrische ist. Die gekreuzten Reflexe sind nicht an bestimmte Reize gebunden, schwache Reize jeglicher Art lösen sie aus; bei stärkerem Reize aber entstehen auch „pathische" Reflexe, die die gekreuzten verwischen können.

Schon LANGENDORFF (102a) hatte übrigens einen gekreuzten Reflex am Frosch beschrieben. Sanftes Streicheln der Wange ruft Bewegungen des Hinterbeines der anderen Seite hervor. Starke Reize lösen dagegen Bewegung des gleichseitigen Hinterbeines aus. Nach LUCHSINGER bewirken auch schwache bzw. starke Reize anderer Hautflächen dieselben verschiedenen Reflexe. Den Unterschied erklärt LUCHSINGER wiederum auf Grund der Lokomotionsverhältnisse des Frosches. „Bei milden äußeren Reizen wird der intakte Frosch heranschwimmen wollen, also mit dem Hinterbeine der anderen Seite steuern müssen, bei starkem Reize aber flieht er und hat dabei wesentlich mit dem Hinterbeine der gleichen Seite zu arbeiten."

Auch die Bewegungen, welche der Frosch beim Umdrehreflex ausführt, hängen nach LUCHSINGER von der Stärke und Richtung des angewandten Reizes ab. „Streicheln wir irgendeinen Punkt des Rumpfes, am besten das Vorderbein leise, so sehen wir das Tier sich dem Reize zuwenden und geschieht die Drehung in der Weise, daß die Bauchfläche sich dem Reize zukehrt. Nähern wir uns aber dem hirnlosen Tier von der Seite mit einem brennenden Zündhölzchen, so geschieht die Umkehr in entgegengesetzter Richtung, wendet sich die Bauchfläche des Tieres von dem Reize weg." Ein ganz analoges Verhalten zeigten andere Tiere, so Triton und Alpenmolch. „Es weiß (so schließt LUCHSINGER) auch das ‚entseelte' Tier sich äußerst passend nach den äußeren Umständen zu richten."

Daß das Rückenmark des Frosches nicht nur je nach der Reizstärke, sondern auch nach der Reizqualität mit verschiedenen Reflexbewegungen zu antworten vermag, scheint aus folgenden Versuchsergebnissen deutlich hervorzugehen.

Berührt man mit einem Finger oder einem anderen stumpfen Gegenstand die Haut der Fußsohle eines Rückenmarksfrosches (bei dem zur Erzielung eines längeren Ueberlebens die Abtrennung der höheren Zentren ohne Eröffnung des Wirbelkanals durch eine entsprechend konstruierte Klemme vorgenommen wurde), indem man einen leichten Druck ausübt, so streckt sich die Sohle aus, die Zehen spreizen sich fächerartig, die Fußsohle stemmt sich gegen den Finger durch tonische Kontraktion der Mm. extensores des ganzen Beines. Werden beide Extremitäten gleichzeitig auf diese Weise gereizt, so wird derselbe Extensionsreflex von beiden Beinen ausgeführt, wodurch der Tierkörper sich nach vorn schiebt, durch einen Reflexakt also, der den normalen Sprung- (oder Schwimm-)bewegungen vollkommen gleicht. Läßt man nun auf die Haut der Planta qualitativ verschiedene Reize [chemische, elektrische, thermische, mechanische (Stechen oder Kneifen)] einwirken, so beobachtet man den Extensionsreflex nicht mehr: in diesen

Fällen erhält man ausnahmslos entweder die Entfernung des Fußes von der Reizursache (Anziehung des Beines an den Leib, die Zehen werden zusammengepreßt, Flexion) oder, bei stärkeren oder dauernden Reizen, aktive Entfernung der schädigenden Reizquelle durch passende Abwehrbewegungen des anderen Beines (Baglioni, 10, 12).

Auf Grund dieser und anderer ähnlichen Beobachtungen kam Baglioni zu den folgenden Schlüssen:

1) Das normale Rücken- (und Kopf-)mark des Frosches ist der Sitz komplizierter Reflexakte, deren normaler Ablauf koordinierte zweckmäßige Bewegungen bedingt, die immer eine biologische Bedeutung für das Tierleben erkennen lassen und zu deren Auslösung bestimmte periphere Reize notwendig sind. In der Tat setzt die maschinelle Zweckmäßigkeit, die wir überhaupt in den Reflexakten erkennen, logischerweise voraus, daß nicht bloß die Reizstärke und -dauer, sondern vor allem die Reizqualität von wesentlicher Bedeutung für das Zustandekommen des einen oder des anderen reflektorischen Bewegungskomplexes ist.

2) In dieser Hinsicht können zwei Hauptreihen Reflexe unterschieden werden: a) die eine umfaßt diejenigen Reflexe, die durch schädigende oder belästigende periphere Reize ausgelöst werden; b) die andere enthält diejenigen Reflexe, die auf Reize entstehen, welche für das Tierleben nützliche oder günstige äußere Bedingungen darstellen.

a) Bei der ersten Reihe steht der Umfang und das Wesen der Reflexbewegungen (Abwisch-, Abwehr-, Verteidigungs-, Schutzreflexe) in engem Zusammenhang mit der Stärke und der Dauer der angebrachten Reize (zu denen auch die von den Physiologen bisher am meisten bevorzugten elektrischen, mechanischen, chemischen, thermischen Reize gehören) und zwar: α) wenn die Reize schwach oder kurzdauernd sind, so erstreckt sich der Reflex auf wenige Muskeln meist derselben peripheren Gegend, auf die der Reiz appliziert wurde, und erstrebt den vom schädlichen Reiz betroffenen Hautort von ihm zu entfernen, β) wenn die Reize stark oder langdauernd sind, dann folgen kompliziertere und umfangreichere Reflexvorgänge, die direkt dahin zielen, die schädliche Reizursache aktiv vom Körper zu entfernen.

Die bekannten Reflexgesetze von Pflüger beziehen sich fast ausschließlich auf die Reflexe dieser Kategorie.

b) Die Reflexbewegungen der zweiten Reihe besitzen eine weitgehende biologische Bedeutung für das Tier und sind untrennbar an einen bestimmten adäquaten Reiz gebunden, gewissermaßen nach der Art des sogenannten Alles-oder-Nichtsgesetzes. So stellt der obige extensorische Fußreflex einen integrierenden Bestandteil der Geh- oder Spring- (bezw. Schwimm-)bewegungen des normalen Frosches dar, sowie der (oben besprochene, p. 367) Maul-Atemritzenreflex einen integrierenden Reflexteil der nervösen Atemmechanik.

Die im Laufe der Zeit in immer größerer Zahl bekannt gewordenen Ausnahmen von den Pflügerschen Gesetzen gehören eben zu dieser zweiten Kategorie von Reflexen.

Daß wirklich alternierende Gehbewegungen der Hinterbeine durch bloßes Reiben (Druckreize) auf der Unterlage reflektorisch ausgelöst werden können, beobachtete Ch. D. Snyder (164) bei *Batrachoseps*, einer amerikanischen Amphibienart, die einen langen dünnen Körper und kurze dünne Beine besitzt. Wurde ihm das Rückenmark zwischen Schulter- und Beckengürtel durchschnitten, und zogen die Vorderextremitäten den Körper vorwärts, so begannen auch die Hinterextremitäten des Rückenmarkstieres alternierende Gehbewegungen auszuführen. Letztere traten auch dann auf, wenn der Vorderkörper

von dem Experimentator etwas gehoben und langsam vorgezogen wurde.

5. Physiologische Differenzierung verschiedener Elemente des Rückenmarks, auf Grund der elektiven Wirkung einiger Gifte.

Daß die verschiedenen Zentralelemente, die das Rückenmark zusammensetzen, nicht gleichwertig sind, sondern verschiedene Eigenschaften besitzen, ergibt sich unter anderem aus der Beobachtung, daß sie von Giften verschieden affiziert werden. Das Strychnin erhöht in schwachen Dosen die Erregbarkeit der in der Dorsalhälfte befindlichen (sensiblen, afferenten oder Koordinations-)Elemente, und schafft hierdurch die Bedingungen für die abnorme Steigerung der Reflexerregbarkeit bis zu den bekannten unkoordinierten tetanischen Krämpfen. Dasselbe Gift in der gleichen Konzentration läßt dagegen die in der Ventralhälfte befindlichen (motorischen, efferenten) Elemente unbeeinflußt. Phenol und Phenolderivate erhöhen in entsprechender Konzentration umgekehrt die Erregbarkeit der letzteren Elemente und schaffen hierdurch die Bedingungen für das Zustandekommen besonderer (klonischer) Krämpfe. Diese Gifte setzen andererseits die Erregbarkeit der Dorsalelemente herab, oder lassen sie bei geringeren Konzentrationen unbeeinflußt. Die Experimente, welche diese Resultate am besten nachzuweisen imstande sind, bestehen in der Feststellung der Wirkungen, welche eine möglichst lokalisierte Applikation der genannten Gifte auf die Tätigkeit der Zentren ausübt. Von solchen Experimenten seien hier nur diejenigen kurz erwähnt, die Baglioni (8, 14) vor kurzem an der isolierten Cerebrospinalachse von *Bufo vulgaris* (Fig. 47, p. 381) ausgeführt hat.

Die Cerebrospinalachse der Kröte ist dank ihrer morphologischen Eigentümlichkeit, eine sehr lange Cauda equina zu besitzen, ganz besonders zur Herstellung eines vollständig isolierten und durch die Operation möglichst wenig geschädigten Gehirn-Rückenmarkpräparates (Fig. 47) geeignet. Ein nicht zu unterschätzender Vorteil dieses Zentrenpräparates liegt darin, daß seine Reflextätigkeit längere Zeit ohne künstliche Sauerstoffzufuhr bestehen kann.

Bei den vorliegenden Untersuchungen bestand der Versuchsplan darin, die Wirkungen zu ermitteln, die durch scharf umgrenzte lokale Applikation des Strychnins bezw. der Karbolsäure auf die verschiedenen Abschnitte der isolierten Cerebrospinalachse auf die Tätigkeit der Lendenzentren ausgeübt werden. Die möglichst genaue Lokalisierung der Giftwirkung suchte Baglioni dadurch zu erreichen, daß er meist kugelige Wattebäuchchen (von 1—2 mm Durchmesser) mit sehr stark verdünnten Giftlösungen (Strychnin meist 1 auf 10000 Teile, Phenol 5 auf 10000 Teile physiologische NaCl-Lösung) getränkt, während 5—10 Minuten auf der bestimmten Gegend aufruhen ließ. Zur Einschränkung bezw. Verhinderung einer etwaigen Ausbreitung des Giftes auf benachbarte Partien trägt die Blutleere nicht unwesentlich bei.

a) Applikation der Gifte auf die Lendenanschwellung (Int. post.).

I. Strychnin: α) Wirkt in der bekannten Weise (Erhöhung der Reflexerregbarkeit bis zu tetanischen Krämpfen), wenn es auf der hinteren Hälfte (Rückenfläche) der Gegend appliziert wird. Es übt dagegen keine Wirkung aus (wenigstens solange es nicht zu den Dorsalelementen diffundiert ist), wenn es auf die vordere Hälfte

(Bauchhälfte) appliziert wird. β) Seine Wirkung beeinflußt nicht die Reizbarkeit der motorischen Elemente der Vorderhörner dieser Gegend für Erregungen, die von höher liegenden Zentren (Kopfmark) nach deren elektrischer Reizung zu ihnen gelangen. γ) Eigentümlich ist das Verhalten derjenigen Hinterextremität, deren direkte Zentren vom Gifte verschont blieben, wenn nämlich die Applikation auf eine Seite der hinteren Fläche der Intumeszenz beschränkt wurde. Ganz schwache Reizung der Haut des Gliedes der vergifteten Seite ruft dann heftige tetanische Streckkrämpfe sowohl an dem Bein der gleichen, wie an dem der gegenüberliegenden unvergifteten Seite hervor. Dagegen ist die Einwirkung stärkerer Hautreize (wie bei unvergifteten Zentren) auf die Haut des letzteren Gliedes notwendig, um bei diesem Reflexe auszulösen, die außerdem alle Merkmale der normalen koordinierten Bewegungen erkennen lassen.

II. Phenol: α) Wirkt in der bekannten Weise (klonische Krämpfe), wenn es auf der vorderen Hälfte (Bauchfläche) appliziert wird, während es wirkungslos ist, wenn das Wattebäuschchen auf die Rückenfläche gelegt wird. β) Seine Wirkung erhöht die Reizbarkeit der motorischen Elemente für Erregungen, die von höher gelegenen Zentren zu ihnen herabgelangen. γ) Eigentümlich ist wiederum das Verhalten beider Extremitäten, wenn die Phenolvergiftung nur auf eine Seite der Vorderhälfte beschränkt blieb. Schwache Reizung der Haut des Gliedes der vergifteten Seite ruft nur an demselben Bein klonische Zuckungen hervor, und niemals sind klonische Krämpfe am gegenüberliegenden Beine auslösbar. Schwache Reizung der Haut des letzteren Beines löst dagegen klonische Krämpfe in dem anderen Beine aus.

b) Applikation der Gifte auf der Brustanschwellung (Int. ant.).

Die Einwirkung des Strychnins auf die Rückenfläche hat keine Aenderung in der Reflextätigkeit der Lendenzentren zur Folge, ausgenommen den Fall, daß Erregungen infolge künstlicher Reizung der Hinterwurzeln (2. Paar) dieser Gegend zu den Lendenzentren gelangen. In diesem Falle entsteht das gewöhnliche Vergiftungsbild des Strychnins, d. h. Erhöhung der Erregbarkeit und tetanische Beugekrämpfe, die nur so lange andauern, wie die künstliche Reizung der Hinterwurzel (vgl. oben die Versuchsergebnisse von Gad).

Phenol dagegen übt überhaupt keinen Einfluß auf die Tätigkeit der Lendenzentren aus.

Zu wesentlich gleichen Ergebnissen, bezüglich der Strychninwirkung, gelangte neuerdings Dusser De Barenne (62), indem auch er fand, daß die Vergiftung der dorsalen Elemente des Rückenmarks mit Strychnin Erhöhung der Reflexerregbarkeit und Muskelzuckungen hervorruft, während die gleiche Vergiftung der ventralen Rückenmarksmechanismen kein sichtbares Symptom erzeugt. Nur will er beobachtet haben, daß die typischen Strychnintetani nur dann auftreten, wenn zugleich die dorsalen und die ventralen Rückenmarksmechanismen mit Strychnin vergiftet wurden. Den Einwand, daß es sich im ersteren Falle um eine unvollständige (zu schwache) Strichninvergiftung der dorsalen Elemente handelte, hat er allerdings nicht ausgeschlossen.

An dem Zentralorgan, namentlich den Rückenmarkszentren des Frosches, wurden in der letzten Zeit eine Reihe allgemeiner Fragen

zu lösen gesucht, deren eingehende Besprechung hier jedoch zu weit führen würde. Hier sei nur auf sie hingewiesen.

W. BIEDERMANN (34) untersuchte den Einfluß der Kälte auf die Reflextätigkeit und gelangte zu der Annahme, daß durch die Kälte die Assimilation der Zentren erhöht wird.

Die große Bedeutung, die dem Sauerstoff für die Erhaltung der Reflextätigkeit zukommt, wurde zuerst von M. VERWORN (182) unter Anwendung der Durchspülungsmethode und dann von S. BAGLIONI (11) am isolierten Froschrückenmark nachgewiesen. An letzterem suchte H. WINTERSTEIN (185) die Größe des Gasstoffwechsels und dessen Beziehungen zur Erstickung, Ermüdung und Erholung festzustellen.

Die Wirkung des Wassers und einiger in ihm gelösten chemischen Stoffe wurde von V. DUCCESCHI (60, Durchspülungsmethode), S. BAGLIONI (11, am isolierten Rückenmark) und A. HERLITZKA (79, Durchspülungsmethode) untersucht.

C. Die für Ausführung der Bewegungen massgebenden afferenten Impulse.

Daß die Muskeltätigkeit durch die afferenten Nervenimpulse geregelt wird, wurde schon durch ältere Versuchsergebnisse (wie z. B. von STILLING, 1842; CL. BERNARD, 1858; BRODGEEST, 1860) dargetan.

H. E. HERING (87, 88) hat dann besonders bei *Rana temporaria* die Bewegungsstörungen genauer festgestellt, die nach Durchschneidung der Hinterwurzeln sowohl der Hinter- wie der Vorderbeine namentlich bei der Lokomotion auftreten. Nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln (7., 8., 9. und 10.) der hinteren Extremitäten fand er unter anderem eine besondere Erscheinung, die er als „Hebephänomen" bezeichnete. Beim Niederspringen werden die Hinterbeine über das normale Maß hinaus gebeugt und außerdem in die Höhe geschleudert, so daß die untere Fläche des Hinterbeines nach außen, die obere Fläche medianwärts sieht (Fig. 49). Das Heben der Pfote tritt nicht nur beim Anziehen der Beine in die Sitzstellung nach dem Sprunge auf, sondern auch der sitzende Frosch hebt entweder spontan oder irgendwie gereizt plötzlich die Pfote hoch und läßt sie wieder herunterfallen. Das Phänomen tritt nach einseitiger wie beiderseitiger zentripetaler Lähmung der Hinterbeine auf, nur erscheint es in letzterem Falle noch ausgeprägter. Bei *Rana esculenta* ist es weniger stark ausgesprochen, als bei *Rana temporaria*. Es ist ferner nicht oder nur andeutungsweise zu beobachten, wenn man bloß die 9. oder 10. Wurzel durchschneidet, tritt aber in vollem Umfange nach isolierter Durchschneidung der 7. und 8. Wurzel auf.



Fig. 49. Das „Hebephänomen" der hinteren linken, sensibel gelähmten Extremität beim Frosche, nach H. E. HERING.

H. E. HERING nimmt nun an, daß das Hebephänomen durch den Ausfall der reflektorischen antagonistischen Muskelspannung bedingt wird. Denn er sah, daß das gleiche Phänomen auftritt, wenn man

den N. peroneus oder die Sehnen der von ihm versorgten Muskeln, und den N. tibialis oder die von ihm versorgten Muskeln, durchschneidet.

Die Ausführung von Abwischbewegungen wird dagegen nach Durchschneidung der Hinterwurzeln nicht nennenswert gestört. Für die Art ihrer Ausführung wäre somit der Reizort allein bestimmend.

Nach den Untersuchungen von Merzbacher (120) wird die richtige Ausführung (Koordination) der Bewegungen, die im allgemeinen unter dem Begriff der Lokomotion zusammengefaßt werden, durch drei verschiedene Erregungsquellen reguliert, nämlich: durch die Sensibilität des bewegten Gliedes, durch den Einfluß der Hemisphären und der Thalami und durch die Sensibilität und Motilität der entsprechenden Extremität der Gegenseite.

Die relativ größte Bedeutung hat die Regulation durch die Sensibilität; ihr Ausfall bedingt bei nur einseitiger Operation eine geringe Störung, doppelseitig eine etwas stärkere.

Hemisphären und Thalami üben einen Einfluß aus, dessen Ausfall allein keine sichtbare Störung bedingt. Deutliche Koordinationsstörungen (hochgradige Ataxie) treten erst dann auf, wenn man die Durchschneidung der hinteren Rückenmarkswurzeln mit Abtragung der genannten Hirnteile kombiniert. Die Hinterbeine eines derartig operierten Frosches „tun, was sie wollen“: manchmal bewegen sie sich auf Reizung des Vordertieres minimal oder gar nicht, in anderen Fällen im Uebermaß, ganz exzentrisch, und führen jede für sich Bewegungen aus, die dem Gesamttier durchaus nicht dienlich sind. Als Minimum der Störung tritt eine enorme Steigerung des „Hebephänomens“ auf, das zu grotesken Bewegungen und Haltungen führt. Der ganze Gehirnteil, der vor den Lobi optici liegt, reguliert die Bewegungen der Extremitäten; in besonders starkem Maße haben aber die Thalami optici diese Regulation übernommen.

Die dritte Regulation endlich, der wechselseitige Einfluß der Extremitäten aufeinander, ist in ihrer Bedeutung abhängig von der jeweiligen Summe der beiden anderen Regulatoren.

Merzbacher (119) suchte ferner am Frosche die Folgen des Zusammenwirkens zweier verschiedener Reize durch möglichst quantitative Messung zu ermitteln. Um stets nur eine und dieselbe Bewegung auf einen Reiz hin zu erhalten, suchte er zunächst ein bestimmtes Reflexzentrum des Lendenmarks (dasjenige des Anziehens der Hinterbeine) besonders erregbar zu machen, so daß sämtliche Erregungen gerade von jenem Zentrum aus beantwortet werden mußten; das Zentrum sollte also für Reize prädisponiert werden. Diese Prädisposition kann man tatsächlich dadurch erzielen, daß man dem Frosch unter gewissen Vorsichtsmaßregeln eine oder beide Hinterpfoten langsam und behutsam abzieht. Das langsame allmähliche Abziehen ladet gewissermaßen dieses Zentrum, ohne es zu entladen. Ist die Pfote weggezogen, so ist das Zentrum für den Reiz prädisponiert, d. h. für eintreffende Reize, woher sie auch immer kommen mögen, empfänglich gemacht. Läßt man auf solch ein Tier in dieser Lage irgendeinen peripheren Reiz einwirken, so sieht man, wie je nach der Reizstärke bald nur die Zehen zucken, bald eine Flexion im Unterschenkel, bald eine im Oberschenkel zustande kommt; bei stärkeren Reizen endlich werden beide Pfoten an den Leib angezogen.

Diese Reaktion kann nicht nur durch Berührung einer beliebigen Hautstelle erzielt werden, sondern durch jeden peripheren (schädlichen) Reiz. So genügen auch geringe Erschütterungen der Unterlage, auf der der Frosch ruht, sowie auch Gesichtsreize (künstliche Schallreize, ebenso wie das Quaken eines anderen Frosches erscheinen dagegen unwirksam).

a) Als erster auslösender taktiler Reiz wurde das Ziehen an einer Falte der Rückenhaut durch einen Faden gewählt. Sowohl die Reizgröße wie der Umfang der Reflexbewegung wurden unter Anwendung einer geeigneten Methodik in jedem Fall gemessen. Eine erste Versuchsreihe behandelte die Folgen verschieden starker Reize, wobei folgende Tatsachen festgestellt wurden: 1) schwächere Reize verlieren ihre Wirksamkeit früher als stärkere; 2) die Reaktion sinkt von ihrer Höhe schnell auf ein mittleres Niveau, auf dem sie lange bestehen bleibt, bevor sie ganz sistiert, um dann 3) nach verhältnismäßig kurzer Pause (d. h. wenn inzwischen keine Reize appliziert werden) das mittlere Niveau wieder zu erreichen.

b) In der zweiten Versuchsreihe wurden als auslösende Reize auf das Auge einwirkende Lichtreize angewendet. An einem langen Stabe wurde ein mit farbigem Papier beklebter Pappschirm angebracht und vor dem Tiere hin und her bewegt. Dabei ergab sich folgendes: 1) Bewegt man einen farbigen Schirm an den Augen des Frosches vorbei oder nähert man sich ihm mit der Hand oder dem Gesichte, so tritt eine sehr deutliche Bewegung in den abduzierten Hinterpfoten ein, die sich von geringen Zuckungen in den Zehen der Pfote an bis zu schnellem gänzlichen Anziehen der Pfote an den Körper äußert. 2) Der Reiz büßt sehr schnell an Wirksamkeit ein. 3) Der Schirm muß eine Zeitlang auf die Retina wirken können, schnelles Vorüberbewegen ist unwirksam. 4) Die Reaktion ist am wirksamsten, wenn die Annäherung des Schirmes von hinten her erfolgt, parallel zur Körperlängsachse des Tieres. Dabei kommt es auf die Kopfhaltung des Tieres an: die Längsachse des Kopfes muß in der Verlängerung der Längsachse des Rückens liegen — Annäherung von vorn ist gar nicht oder nur wenig wirksam. 5) Bei Annäherung von einer Seite wird das der betreffenden Seite zugehörige Bein stärker und früher bewegt als das entgegengesetzte. 6) Die Bewegung ist auch dann noch auszulösen, wenn mechanische Reize bereits unwirksam sind.

[Auch sei erwähnt, daß Merzbacher ebenso wie Graber (79) fand, daß der Frosch die rote Farbe der blauen, die dunkle (schwarze) wieder der hellen (roten) vorziehe, was übrigens nicht bloß durch das Auge vermittelt wird, sondern auch zum Teil durch die Haut. Denn er fand, daß auch geblendete Frösche, wenn sie einen Zufluchtsort aufsuchen, sich mit größerer Vorliebe in dunklen oder roten Ecken verkriechen (vgl. oben p. 352 f.).]

In seiner dritten Versuchsreihe untersuchte Merzbacher den gegenseitigen Einfluß gleichzeitig einwirkender Haut- und Augenreize. Dabei wurde folgendes gefunden: 1) Taktile Reizung und gleichzeitige oder unmittelbar darauf folgende optische Reizung ergeben eine Wirkung, die stärker ist als die des einzelnen Reizes und stärker als die Summe der Wirkungen der beiden Reize. 2) Liegt einer von den Reizen unter dem Schwellenwert der Reaktionsbewegung, so kann er die Reaktion bei Hinzukommen eines zweiten Reizes auslösen, auch wenn dieser selbst wieder allein unterhalb des

Schwellenwertes liegt. 3) Durch Verstärkung eines der Reize wird die Wirkung beider gleichzeitigen Reize bedeutend erhöht. 4) Die wiederholte Reizung mit beiden Reizen zugleich zeigt dieselbe Abnahme in ihrer Wirkung, wie sie bereits für den einzelnen Reiz nachgewiesen wurde.

Merzbacher fand aber andererseits, daß durch Blendung oder bloße Lichtentziehung herbeigeführte Ausschaltung jeglicher Lichtreize die Reflexerregbarkeit für mechanische Reize tatsächlich erhöht, im Einklang mit früheren mittels der Türckschen Methode von Langendorff erzielten Ergebnissen. Dieser scheinbare Widerspruch löst sich nach Merzbacher, „wenn man bedenkt, daß wir es einmal mit einer tonischen Erregung vielleicht durch Wirkung des Lichtes, also mit einem Erregtsein, das andere Mal mit einem Erregtwerden zu tun haben; ersteres erzeugt einen gleichmäßigen unveränderten Zustand, also einen Zustand relativer Ruhe in den betroffenen Bahnen und Zentren, letzteres ein plötzliches Geschehen, Entwicklung und Verschwinden von Kräften, einen Zustand der Bewegung".

„Aus meinem Befunde und den Beispielen (folgert weiter Merzbacher) geht hervor, wie durch ein und dieselbe Bahn die Ursachen bald zu einer Verminderung, bald zu einer Steigerung einer Bewegung eingehen können. Durch welchen feineren Mechanismus aber diese Verschiedenheit bedingt ist, das entzieht sich einstweilen noch unserer Einsicht."

Auch R. M. Yerkes (188) untersuchte die Folgen des Zusammenwirkens verschiedener Reize. In einer ersten Versuchsreihe stellt er bei *Rana clamitans* den Einfluß optischer und akustischer Reize auf die Reaktionszeit für elektrische Reizung der Haut fest. Er fand, daß ein optischer Reiz (ein bewegtes Objekt) eine beträchtliche Verstärkung der Reaktion verursachte, wenn er ungefähr 0,1" vor der elektrischen Reizung der Haut appliziert wurde, daß dagegen bei einem Intervalle zwischen den beiden Reizen von 0,5—1,0" eine teilweise Hemmung der Reaktion auf den elektrischen Reiz eintrat. Akustische Reize riefen immer eine schwache Hemmung hervor.

In einer zweiten Versuchsreihe (189) maß Yerkes die Größe der Bewegung eines Beines (anstatt der Reaktionszeit) ebenfalls bei *Rana clamitans* unter Anwendung einer Methode, die derjenigen Merzbachers zum Teil ähnlich war. Er fand, daß ein Schall, der für sich allein keine sichtbare Kontraktion des Beines auslöst, eine deutliche Modifikation der Reaktion auf andere Reize erzeugt. Und zwar verstärkt der momentane, durch einen Hammerschlag erzeugte Schallreiz die Reflexzuckung des Hinterbeines, die durch eine gleichzeitige taktile Hautreizung (Druckreizung der hinteren Kopfgegend) ausgelöst wird. Diese Verstärkung (Bahnung) der Reaktion beträgt 50—100 Proz. der mittleren Reaktion auf einen Tastreiz allein. Wird der akustische Reiz vor dem taktilen erzeugt, so tritt ebenfalls Bahnung ein, deren Größe jedoch langsam abnimmt, bis das Intervall zwischen beiden Reizen 0,35" beträgt. Dann übt der akustische Reiz scheinbar keinen Einfluß auf die taktile Reaktion aus. Bei weiterer Verlängerung des Intervalles stellt sich Hemmung ein, die für Intervalle zwischen 0,35" und 0,9" anhält. Die Bahnung ist für simultane Reize am größten; die Hemmung hat ihr Maximum, wenn der akustische Reiz dem taktilen um 0,4"—0,6" vorangeht. Beträgt das Intervall 0,9", so affiziert der erste Reiz die Wirkung des zweiten nicht.

Die Bahnung ist stärker bei Männchen, die Hemmung stärker und dauernder bei Weibchen.

Dauernde, durch eine elektrische Klingel erzeugte Schallreize bewirken Bahnung oder Hemmung, je nach dem zeitlichen Verhältnisse der beiden Reize, wie bei momentanen Schallreizen, doch mit den folgenden Unterschieden: Ein Maximum der Bahnung wird erreicht, wenn der taktile Reiz ungefähr 0,25" nach Beginn des akustischen Reizes einwirkt. Die Bahnung hält für ein Intervall von 1,2" an, d. h. wenn die Glocke fortgesetzt läutet, so wird der taktile Reiz vom Anfangsmoment bis 1,2" gebahnt. Von hier an stellt sich Hemmung ein, die bis 1,8" anhält. Bei paarweiser Einwirkung verschiedener Reize zeigt sich ebenfalls zuerst Bahnung und dann Hemmung. Der eine Reiz bahnt nämlich die Reaktion des zweiten, solange das Intervall nicht 0,4" übersteigt, während er diesen später hemmt.

D. Die die sexuelle Umklammerung vermittelnden Nervenvorgänge.

Die Beobachtungen von Goltz und Schrader wurden oben (p. 354 bezw. 367) gelegentlich erwähnt.

J. R. Tarchanoff (172) suchte an *Rana temporaria* zwei Fragen zu lösen: 1) von wo die zentripetalen Impulse ausgehen, die bei den Männchen die sexuelle Erregung und den Geschlechtstrieb wachrufen und die Zentren des Umklammerungsapparates in eine gesteigerte tonische Tätigkeit versetzen, und 2) durch welche Bedingungen eine Unterdrückung des Reflexes oder Erschlaffung des Umklammerungsapparates bei den Froschmännchen während des Geschlechtsaktes bewirkt wird.

1. Entfernung aller Eingeweide (Herz, Lungen, Hoden) läßt nach Tarchanoff die Umklammerung unbeeinflußt. Werden dagegen die Samenbläschen entleert oder entfernt, so wird sofort die Umklammerung unterbrochen. Die Durchschneidung aller die Samenbläschen mit dem Zentralnervensystem verbindenden Nervenfäden hat den gleichen Effekt wie die Entfernung der Bläschen. Künstliche Wiederfüllung der Samenbläschchen mit Wasser oder Milch erhöht den Geschlechtstrieb wieder. Die Bläschen, die normalerweise verschieden stark mit Samen gefüllt sind, bedingen also den je nach ihrer Füllung mehr oder minder starken Umklammerungstonus der verschiedenen Froschmännchen.

Aus diesen Beobachtungen folgerte Tarchanoff, daß der Geschlechtstrieb beim Frosch einen reflektorischen Ursprung hat, da er durch den peripheren Reiz erzeugt wird, den die Füllung mit Samen auf die Wand der Samenbläschen ausübt. Der Samen erscheint dabei sowohl seiner chemischen Zusammensetzung nach als auch vermöge der Anwesenheit zahlloser sich lebhaft bewegender Samenfädchen, als natürlicher Erreger der Wandungen der Samenbläschen.

Bezüglich der Bedingungen, welche die Umklammerung aufzuheben vermögen, fand Tarchanoff, daß zunächst periphere (schädliche) Reize dies bewirken können, nur wechselt dabei in den einzelnen Fällen die Reizstärke. Manchmal genügt es, eine Hinterextremität oder eine der Hautfalten an der Analöffnung stark mit der Pincette zu kneifen, oder die Haut mit einer schwachen Essigsäurelösung zu betupfen, damit die Begattung aufhört. In anderen Fällen dagegen

ist die heftigste chemische, elektrische, traumatische Reizung der Haut erfolglos. Der Unterschied wäre nach Tarchanoff von dem verschiedenen Grade der Füllung der Samenbläschen abhängig.

Die Trennung der Paare erfolgte bei Anwendung starker Säurereize und anderer schmerzerregender Agentien viel leichter und häufiger an Fröschen mit erhaltenem Gehirne als an solchen, bei denen das Rückenmark unterhalb der Medulla oblongata durchschnitten war. Tarchanoff sah ferner, daß Frösche nach Entfernung der Großhirnhemisphären annähernd so reagierten wie normale, während solche, bei denen die Durchschneidung unmittelbar unter den Corpora bigemina (Lobi optici) oder unter dem Cerebellum vorgenommen worden war, sich starken Reizungen gegenüber wie dekapitierte verhielten. Daraus folgert Tarchanoff, daß die Gehirnteile, die vornehmlich eine bestimmte Hemmungswirkung auf den cerebrospinalen Mechanismus der Umklammerung ausüben, in den mittleren Partien liegen müssen. Die mit direkter Reizung dieser Teile angestellten Versuche schienen diese Annahme zu bestätigen. Hierzu verfuhr er folgendermaßen: Nach Eröffnung der Schädeldecke eines festumarmenden Männchens und nach Bloßlegung des Gehirns bis zum Rückenmarke ließ er das Tier sich eine halbe Stunde erholen. Sodann wurden verschiedene Teile des Gehirns mit einer scharfen Nadel punktiert, die jedesmal senkrecht bis zur Schädelbasis eingestochen wurde. Es erwies sich dabei, daß Einstiche in die Hemisphären, das Kleinhirn, die Medulla oblongata gar keinen Erfolg haben, während ein einziger Stich in die Sehhügel oder die vorderen Teile der Corpora bigemina genügt, um eine vollständige Erschlaffung des Umklammerungsmechanismus und somit eine Trennung des Paares zu bewirken.

„Durch diese Versuche (schließt Tarchanoff) ist die Möglichkeit gegeben, diejenigen Teile des Gehirns genau zu lokalisieren, die bei ihrer mechanischen, elektrischen oder chemischen Reizung eine Erschlaffung des Umklammerungsapparates hervorrufen. Diese Teile sind, wie ersichtlich, identisch mit denjenigen, die beim Frosche, nach den Untersuchungen von Setschenoff (vgl. oben p. 374 ff.), eine Hemmungswirkung auf die cerebrospinalen Schmerzreflexe besitzen.“ Diese Teile eben würden wahrscheinlich reflektorisch durch starke peripherische Reize in Tätigkeit versetzt und bedingen schon deshalb eine leichtere Trennung der Männchen mit intaktem Gehirne im Vergleich zu den dekapitierten. Diese Zentren wirken nach Tarchanoff wahrscheinlich auf den Mechanismus der Umklammerung direkt hemmend ein und nicht etwa indirekt, d. h. erst durch Vermittelung anderer Rückenmarkszentren.

Zu etwa der gleichen Zeit, doch unabhängig von Tarchanoff, wurden von Albertoni (2) an Kröten ähnliche Versuche mit wesentlich gleichen Ergebnissen ausgeführt. Dieser Forscher fand, daß die Abtragung der Großhirnhemisphären bei einem umklammernden Krötenmännchen den Begattungsakt nicht aufhebt. Es genügt aber, das Ende der Lobi optici z. B. mit der Spitze einer Pincette zu berühren, damit das Männchen sein Weibchen sofort verläßt. Ein Männchen, das auf diese Weise das Weibchen verlassen hatte, nahm die Begattungsstellung wieder an, als man es auf den Rücken des Weibchens zurücksetzte. Auch die Kröten, welchen vorher das Großhirn nicht entfernt wurde, verlassen sofort ihr Weibchen, wenn man

einen ihrer Lobi optici berührt. Werden nun beide Lobi optici exstirpiert, so bleibt das Tier an dem Weibchen festgeklammert. Es entfernt sich jedoch von ihm, wenn die Exstirpation der Lobi optici mit einer Reizung einherging. Die mechanische Reizung der Großhirnhemisphären, der Augennerven und anderer Nervenzentren, außer den Lobi optici, bleibt erfolglos. Die Reizung der Haut sowie des zentralen Ischiadicusstumpfes mittels faradischer Ströme nötigt die Kröten gleichfalls nicht ihr Weibchen zu verlassen. Aus diesen Ergebnissen folgerte ALBERTONI, daß die Lobi optici wahre Hemmungszentren sind, deren schwache Reizung den reflektorischen Begattungsakt der Kröten aufzuheben vermag.

Im Gegensatz zu TARCHANOFF fand schon SCHRADER (151), daß durch die Entleerung der Samenwege die Kopulation nicht immer unterbrochen wird. Er sah sie noch bis zu 4 Tagen fortbestehen, obwohl der ganze samenbildende und -leitende Apparat entfernt war. Die reflektorisch entstandene Steigerung der Erregbarkeit des Zentrums kann also über Tage hinaus den Ausfall des Reizes überdauern. Frösche, welche vor der Brunstzeit kastriert waren, sah SCHRADER nie eine dauernde Kopulation eingehen.

Die Annahme von ALBERTONI, daß die Lobi optici Hemmungszentren für den Umklammerungsreflex enthalten, kennzeichnet nach SCHRADER nicht genügend die Bedeutung dieses Hirnteiles für die Ausgestaltung des Reflexes zum Begattungsakt. Gewiß können hier auch hemmende Einflüsse entstehen, aber sie sind nicht das ausschlaggebende Moment. Zunächst sah er die Angabe, daß ein Nadelstich in diesen Hirnteil sofort die innigste Kopulation aufhebt, nicht ausnamslos zutreffen. Die Exstirpationsversuche widersprechen außerdem dieser Annahme. Männchen, welche alles Gehirn bis auf die intakt gebliebene Medulla oblongata verloren haben, müßten dieser Annahme zufolge einen ungehemmten Umklammerungsreflex zeigen. Dies ist aber durchaus nicht der Fall, sondern das Verhalten eines solchen Tieres steht in scharfen Gegensatz zu dem eines Froschmännchens, bei welchem die Medulla oblongata quer durchtrennt, also außer Vorder- und Mittelhirn auch noch das vordere Drittel des Nachhirns entfernt wurde; bei diesen tritt der Umklammerungsreflex ohne Hemmung zutage, bei jenen scheint er fast zu fehlen. SCHRADER hat geschlechtsreife Männchen nach jener Operation monatelang am Leben erhalten und sie in der Brunstzeit wochenlang mit trächtigen Weibchen zusammengepaart, ohne daß es zu einer dauernden Vereinigung gekommen wäre. Legt man einem solchen Tier ein Weibchen in die Arme, so verhält es sich gegen dasselbe wie ein normales brünstiges Männchen, das man auf ein anderes Männchen oder einen beliebigen passenden Gegenstand legt: nach einem kurzen reflektorischen Schluß der Arme wird die Umarmung wieder gelöst.

Der normale Ablauf des Begattungsaktes wird nach SCHRADER dadurch gewährleistet, daß in der Brunstzeit die Erregbarkeit des Umklammerungszentrums einen ganz bestimmten Höhegrad erreicht, dergestalt, daß zwar jeder Körper, welcher dem brünstigen Männchen in die Arme gerät, den Reflex auslösen kann, daß aber nur die taktilen Erregungen, welche die Körperform des trächtigen Weibchens liefert, geeignet sind, die reflektorische Umarmung auf die Dauer zu erhalten. Hat das Weibchen gelaicht, so fällt einmal dieser Reiz fort, gleichzeitig sinkt durch die Entleerung des Samens der Erregungs-

zustand des Zentrums, und der Krampf löst sich. Die Entfernung des Großhirns ändert daran nichts Wesentliches. Der Verlust des Mittelhirns beraubt das Tier der feinen Tastempfindungen. Das Zentrum kann noch erregt werden, aber es fehlen die taktilen Reize, welche allein seine dauernde Innervation bei gleichbleibender Erregbarkeit bedingen; deshalb kommt es bei einem Tiere, welches nur noch die Medulla oblongata und das Rückenmark besitzt, nicht zu regelrechter Begattung. Die Durchschneidung der Medulla oblongata endlich steigert die Erregbarkeit des Zentrums und entfesselt den Umklammerungskrampf als einfachen spinalen Reflex; jetzt wird ohne Unterschied alles umarmt, was in den Bereich der Arme kommt.

Erst durch die eingehenden Untersuchungen von E. Steinach (166) erfuhr die Lehre, daß der Begattungsakt und der Geschlechtstrieb beim Frosche ein vom Füllungsgrad der Samenbläschen abhängiger Reflexvorgang ist, einen schweren Schlag. In seiner ersten Versuchsreihe fand Steinach, daß zu Beginn der Paarung und auch dann, wenn die Frösche fest umklammern, die Samenbläschen vollkommen leer sind. Aus seinen Exstirpationsversuchen, die er an umklammernden Männchen vornahm, ergab sich, daß der Geschlechtsakt die Exstirpation der Samenbläschen bei der Mehrzahl (neun) 5 bis 7 Tage, bei der Minderzahl (vier) sogar 9—10 Tage überdauerte. Daraus folgerte Steinach, daß der Geschlechtstrieb durchaus nicht vom Füllungsgrad der Samenbläschen abhängig ist oder durch ihn erweckt wird, und daß auch der Geschlechtsakt von diesen Organen in keiner Beziehung beeinflußt wird. Die Steigerung der Erregbarkeit im Umklammerungszentrum ist zwar reflektorischer Natur, aber sie geht offenbar von den vor der Brunstzeit stark anschwellenden Hoden aus. Steinach schließt sich also hier der Auffassung von Goltz an, denn er fand in einer anderen Versuchsreihe (Kastration der Temporarien vor der Brunstzeit), daß die Kastraten zwar während der Brunstzeit keine spontane Begattung vornehmen, aber dennoch unleugbar einen gewissen Grad von geschlechtlicher Neigung und eine gewisse Disposition zur Erregung des Umklammerungszentrums erkennen lassen.

In einer neueren Untersuchung (169) ermittelte Steinach, daß die Vorzugsstelle für die Auslösung des Umklammerungsreflexes bei dekapitierten Fröschen die D a u m e n s c h w i e l e ist, welche nach den Untersuchungen von Nussbaum während der Brunstzeit bemerkenswerte Aenderungen erfährt. Entfernung oder Kokainisierung der Daumenschwielen vernichtet die adäquate Auslösung des Reflexes. Da nun dieser Umklammerungsreflex durch Zerstörung oder Ausschaltung der Hemmungszentren (die in den distalen Teilen der Corpora bigemina und im Kleinhirn liegen) zu allen Zeiten hervorzurufen ist, so nimmt Steinach an, daß der Umklammerungsmechanismus des normalen Froschmännchens außerhalb der Brunstzeit unter der Herrschaft eines Hemmungstonus steht, und daß die Grundbedingung für das Zustandekommen der natürlichen Brunst auf Herabsetzung bezw. Sistierung dieses Hemmungstonus beruht. Diese Herabsetzung des Hemmungstonus tritt nicht plötzlich ein, sondern entwickelt sich allmählich vor der Brunst, und wird durch die chemische Wirkung eines im Hoden produzierten Sekretes bewirkt. Denn er fand, daß bei längere Zeit vorher kastrierten Männchen die Neigung zur Umklammerung verloren geht. Sie erscheint jedoch

wieder, wenn man diesen Tieren Hodensubstanz von normalen umklammernden Fröschen unter die Haut injiziert.

Nach H. Busquet (43, 44) wird die Durchtrennung des Rückenmarks unmittelbar unterhalb der Medulla oblongata 2 oder 3 Minuten später zu jeder Jahreszeit von dem reflektorischen Umklammerungskrampf der Vorderbeine gefolgt. Diese Erscheinung soll für die ausgewachsenen Männchen charakteristisch sein, da sie weder bei den Weibchen noch bei sehr jungen Männchen (deren Körpergewicht noch nicht etwa 30 g erreicht hat), zu beobachten ist. Das Rückenmarkszentrum hat einen sehr geringen Umfang; es genügt das Mark 3—4 mm unterhalb der Medulla oblongata zu zerstören, damit der Reflex verschwindet. Nach diesem Forscher ist nur die Zerstörung des Kleinhirns für die Entfesselung des Reflexkrampfes erforderlich. Das Kleinhirn soll also außerhalb der Brunstzeit auf das Begattungszentrum des Rückenmarks eine dauernde Hemmungswirkung ausüben. Die Tätigkeit dieses Zentrums beim erwachsenen Tier ist ferner von jedem Einfluß des Hodens unabhängig. Denn bei seit 15—30 Tagen kastrierten Fröschen wird die Durchtrennung der Medulla oblongata ebenfalls von diesem Reflexe gefolgt. Derselbe tritt auch dann auf, wenn das Blut durch physiologische Salzlösung ersetzt wird.

Nach den neueren Untersuchungen von Baglioni (18) an Kröten ist jedoch der Umklammerungsreflex, der nach Abtrennung der Medulla oblongata zu beobachten ist, nicht mit dem geschlechtlichen Begattungsakt zu identifizieren. Denn bei den ebenso operierten Krötenweibchen ist der Umklammerungsreflex mit den gleichen Merkmalen wie bei Männchen auslösbar. Schon Goltz hatte beobachtet, daß beim spinalen Froschweibchen oft eine Andeutung des Umklammerungsreflexes auftritt, beim spinalen Krötenweibchen ist er jedoch häufig so deutlich und dauerhaft wie bei dem kräftigsten Männchen.

Andererseits fand Baglioni, daß, wenn man zur künstlichen Reizung der Lobi optici eine bessere Reizmethode verwendet, die sicher keine schweren Schädigungen der Zentren verursacht (wie die oben erwähnten mechanischen Reize, die zweifellos die überaus druckempfindlichen lebenden nervösen Elemente mehr zerstören als reizen), nämlich die Methode lokal applizierter faradischer Reizung mittels einer Fadenelektrode keine Hemmung, sondern immer eine Verstärkung des Umklammerungskrampfes erzielt wird, auch wenn sich die Reizstärke dem Schwellenwert nähert. Baglioni brachte ferner auf die bloßgelegte Rückenfläche der Lobi optici umarmender Männchen ein kugeliges Wattebäuschchen (von 2—3 mm Durchmesser), das mit einer 2,8-proz. Stovainlösung getränkt war. $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde hernach hörte die Umklammerung regelmäßig auf, und das Männchen stieg spontan vom Weibchen herunter. Daraus folgert Baglioni, daß in den Lobi optici keine besonderen Hemmungszentren, sondern Erregungszentren für den sexuellen Begattungsakt enthalten sind. Die durch Applikation der erwähnten Druckreize erzielten Ergebnisse würden durch die Zerstörung oder wenigstens durch die schwere Schädigung bewirkt, die die Zentren durch diese Eingriffe erfahren.

Der geschlechtliche Umklammerungsreflex, der nur beim Männchen auftritt, und während der Brunstzeit infolge der chemischen erregenden Wirkung eines inneren Sekretes der Hoden den höchsten Grad seiner Erregbarkeit erreicht, hat mithin sein Zentrum in den

Lobi optici. Der beim Rückenmarkstier zu allen Zeiten und bei beiden Geschlechtern so leicht auslösbare Umklammerungsreflex, der so viel frappante Aehnlichkeit mit der sexuellen Umklammerung aufweist, ist von diesem gleichwohl zu unterscheiden. Er dient nach Baglioni normalerweise einer Lokomotionsart (dem Klettern) und hat sein Zentrum im obersten Abschnitt des Rückenmarks.

Durch die Begattung bedingte Aenderungen in den Funktionen des Zentralnervensystems. Während der Paarung erfährt die Reflextätigkeit des Männchens erhebliche Modifikationen. Schon Spallanzani (1786, beim Frosch und bei der Kröte) und Goltz (1869, beim Frosch) hatten beobachtet, daß die Applikation selbst der stärksten Schmerzreize (Verwundungen) nicht imstande ist, die Umarmung zu unterbrechen. Aetzende Chemikalien (konzentrierte Säurelösungen) lösen, auf die Haut gebracht, nur Abwischbewegungen der hinteren Extremitäten aus, und keine der bekannten Fluchtbewegungen, die sonst bei derselben Reizung beim gesunden Tier auftreten. Auf Grund von neuerdings an *Bufo vulgaris* ausgeführten Untersuchungen gelangte Baglioni (18) zu den folgenden Resultaten:

a) Durch schädliche Reize ausgelöste Reflexe. Hintertier. Jeder schädliche Reiz (Stechen, Drücken) von gewisser Stärke und Dauer, der auf die Haut des Rückens oder der Hinterbeine einwirkt, löst wohlkoordinierte Reflexbewegungen der Hinterbeine aus, die zwar nach dem Reizorte wechseln, jedoch immer ohne Unterschied darin bestehen, daß die Zehen oder die Fußsohle an die gereizte Gegend gebracht werden und die bekannten Abwischbewegungen zur Entfernung der Reizquelle vollführen.

Vordertier. Wird einem normalen, nicht umarmenden Krötenmännchen (beim Weibchen gelingt der Versuch immer) das Ende eines Glashaares oder eines dünnen Metallfadens in ein Nasenloch eingeführt (oder sonstwie die sich zwischen der Schnauze und etwa der Mitte der großen Parotisdrüsen erstreckende Hautgegend gestochen oder gedrückt), so reagiert das Tier bekanntlich mit einer raschen, geschickten Abwischbewegung der entsprechenden Hand, die hierzu gerade auf die gereizte Stelle gebracht wird. Wird nun der Versuch bei einem in Umklammerung sich befindenden Männchen wiederholt, so tritt keine Abwischbewegung des Vorderbeines auf, das durch keinen Reiz von der Umarmung zu lösen ist. (Jeder künstliche schädliche Reiz der Körperhaut erzeugt vielmehr eine Verstärkung des Umarmungskrampfes.) Die Schnauze wird auf den Rücken des Weibchens gesenkt, nach der entgegengesetzten Seite abgewandt um sie dem Reize zu entziehen. Läßt man trotzdem den Reiz weiter wirken, so sieht man schließlich, daß durch eine forcierte Beugung des Hüftgelenkes die Hinterpfoten maximal nach vorn geschleudert werden. Die Füße (besonders ist der Fuß der Seite des gereizten Nasenloches dabei tätig) werden dadurch auf den Kopf gebracht und nicht selten gelingt es ihren geschickten Abwehrbewegungen, den irritierenden Glasfaden wegzustoßen.

b) Tonische Reflexstreckung beider Hinterbeine bezw. des Kopfes durch besondere mechanische Reizung ausgelöst. Werden die Fußsohlen der Hinterfüße eines umarmenden Männchens mit den Fingerballen oder einem ähnlichen stumpfen Gegenstand sanft gedrückt, so reagiert das Tier mit einer energischen und dauernden Streckung beider Extremitäten, die sich dem Reizobjekte entgegenstemmen.

Die Zehen erweitern sich dabei fächerförmig. (Stechen oder Drücken mit scharfen Gegenständen oder faradische Reize werden mit einer gerade entgegengesetzten Reflexbewegung, nämlich Hinaufziehen der Füße beantwortet.)

Eine ähnliche tonische Reflexstreckung erhält man, wenn man denselben schwachen Druckreiz auf die dorsale Gegend des Kopfes oder auf die beiden Orbitalränder appliziert. In diesem Falle streckt sich der Kopf energisch nach oben, sich vom Rücken des Weibchens entfernend, und nach vorn, dem Druck des Experimentators kräftig entgegenwirkend. Auch hier lösen schädliche (Schmerz-)Reize eine gerade entgegengesetzte Reaktion aus, nämlich Beugung des Kopfes nach abwärts.

Ein Teil der geschilderten Reflexe (und zwar die tonische Streckung der Hinterpfoten) tritt sonst nur beim Rückenmarkstier auf, bei dem die Rückenmarkszentren dem hemmenden Einfluß der höheren Gehirnzentren entzogen sind. Die übrigen Reflexe (tonische Streckung des Kopfes, Abwehrbewegungen der Hinterbeine nach Reizung der Nasenlöcher) sind sonst weder unter normalen noch unter abnormen Versuchsbedingungen zu beobachten.

E. Hautfärbung.

Auch die Chromatophoren der Amphibien, die Gegenstand zahlreicher Untersuchungen waren, stehen unter der Herrschaft des Nervensystems. Doch liegen hier die Verhältnisse bedeutend komplizierter als bei den Wirbellosen.

„Die tonische Innervation der Melanophoren hat ihre Reflexzentren im Rückenmark und in den sympathischen Ganglien des Grenzstranges und ein Hauptzentrum in den Sehhügeln. Die ‚koloratorischen‘ Nervenfasern verlaufen in den gemischten Spinalnerven und mit den Nervennetzen der großen Gefäße. Für die Unterhaltung des Tonus sind die taktilen von der Haut herrührenden zentripetalen Reize am wichtigsten.“ So schließt v. Rynberk (143) seine zusammenfassende Darstellung dieses Gegenstandes. Er hebt ferner den Umstand hervor, „daß auch die von den unsichtbaren Melanophoren der inneren Teile (Blutgefäße usw.) gezeigten Bewegungserscheinungen mit jenen der sichtbaren der Haut parallel verlaufen“.

Bezüglich der zahlreichen literarischen Quellen auf die genannte Zusammenstellung v. Rynberks (143) und den betreffenden Abschnitt dieses Handbuches verweisend, wollen wir uns hier auf die Besprechung der neueren, für uns wichtigsten Untersuchung Biedermanns beschränken.

W. Biedermann (33) konnte bei seinen an *Rana temporaria*, *Rana esculenta* und *Hyla arborea* ausgeführten Untersuchungen zum Teil ältere Beobachtungen und Angaben bestätigen bezw. richtigstellen, zum Teil neue Tatsachen zutage fördern, so daß wir seinen Ergebnissen wohl die zahlreichsten und gesichertsten Kenntnisse auf diesem Gebiete verdanken.

Zunächst fand er, daß der Blutkreislauf eine maßgebende Rolle bei dem Zustand der Pigmentzellen spielt. „Wo und in welcher Weise immer die Zirkulation in der Haut eines dunklen Frosches unterbrochen wird, tritt in kürzester Zeit Kontraktion der schwarzen Chromatophoren ein und zwar genau begrenzt auf das Gebiet der Zirkulationsstörung.“

Von äußeren Faktoren, die den Zustand der Chromatophoren direkt beeinflussen können, fand er die Wärme und das Licht wirksam. 1. „Ganz allgemein scheint eine niedere Außentemperatur die Ausbreitung, eine höhere die Kontraktion der Chromatophoren zu begünstigen.“ 2. Bezüglich der direkten Lichtwirkung bemerkt er indessen, „daß der unzweifelhaft vorhandenen direkten Lichtwirkung für die jeweilige Gesamtfärbung der Frösche nur eine geringe Bedeutung gegenüber anderen Momenten zukommt“, die gerade im Nervensystem zu suchen sind.

„Wenn man (am besten während der kalten Jahreszeit, wo *Rana temporaria* im seichten Wasser gehalten fast ausnahmslos dunkel erscheint) ein männliches Exemplar, bei welchem die Bindenzeichnung der Beine in dem gleichmäßigen Schwarzbraun der Hautfarbe nur undeutlich hervortritt, schwach mit Kurare vergiftet, sodann den Nervus ischiadicus einseitig freilegt und durchschneidet, so hat dies in der Regel keine Farbenänderung zur Folge. Wird dann der Nerv mit tetanisierenden Wechselströmen rhythmisch gereizt, so daß zwischen je zwei durch ein Metronom bewirkten Schließungen des sekundären Kreises eine etwa sekundenlange Pause sich einschiebt, so sieht man meist schon nach wenigen Minuten eine deutliche Aufhellung der Haut des betreffenden Beines erfolgen, die hellen und dunklen Querbinden treten immer schärfer hervor und nach $1/4$—$1/2$ Stunde erscheinen die schwarzen Chromatophoren in der Regel vollkommen geballt, die Haut so hell wie sonst nur bei Erwärmung oder Absperrung der Blutzufuhr. Nach Beendigung der Nervenreizung tritt bei normaler Zirkulation und nicht zu hoher Außentemperatur gewöhnlich wieder rasches Nachdunkeln der Haut ein.“

Aus diesen und anderen Versuchsergebnissen zog Biedermann den Schluß, daß „im Nervus ischiadicus Fasern verlaufen, welche in bezug auf die dunklen Pigmentzellen als motorische bezeichnet werden dürfen, und ferner, daß Vergiftung mit Kurare wenigstens in Dosen, deren man sich gewöhnlich bei Fröschen zu bedienen pflegt, die Wirkung der ‚koloratorischen‘ Nerven nicht wesentlich beeinträchtigt“.

Durch Durchschneidung der Nerven werden dagegen keine so konstanten und eindeutigen Effekte erzielt, weil „Kontraktion der dunklen Chromatophoren nicht allein durch zentrale Innervation, sondern auch durch gewisse Einflüsse bedingt sein kann, welche auf die Zellen selbst, bezw. auf periphere Nervenenden als Reize wirken, wie beispielsweise die Wärme, Zirkulationsstörungen usw.“.

Ein anderer Faktor, der nach Biedermann die Hautfärbung der Frösche bestimmt, ist der Wasserverlust durch Ausdünstung der Haut. „Man kann nämlich auch bei niederer Außentemperatur jederzeit selbst ganz dunkeln Temporarien innerhalb weniger Stunden die hellste Färbung verleihen, wenn man sie zunächst sorgfältig trocknet und dann am besten in einem Gefäß hält, dessen Boden und Wände mit trockenem Filterpapier bekleidet sind; dabei ist es vollkommen gleichgültig, ob man dem Lichte Zutritt gestattet oder nicht. Auf diesem Umstande beruht es auch, daß Temporarien, welche zwischen trockenem Moos aufbewahrt werden, auch in der Kälte und im Dunkeln hellfarbig bleiben, sowie daß Exemplare, welche im Zimmer entkamen, stets hell gefunden werden. Im einen oder anderen Falle erfolgt rasches Dunkeln, sobald man die Frösche in seichtes Wasser bringt.“

Die Durchschneidung des Nervus ischiadicus verhindert nicht das Hellwerden der betreffenden Hautpartien in einem trockenen Raume

und ebensowenig nimmt das Bein eines durch Trocknen hell gewordenen Frosches die ursprüngliche dunkle Färbung an; es dunkelt dann entweder gar nicht oder doch nur in geringem Grade.

Namentlich auf Grund der Tatsache, daß nur ausgiebige Benetzung der Haut des ganzen Körpers (bei niederer Temperatur) Dunkeln veranlaßt, während partielle Befeuchtung, wie etwa Eintauchen einer Extremität, kein Dunklerwerden bedingt, nimmt Biedermann an, daß der abnorme Zustand der Trockenheit der Haut einen Reiz setzt, welcher reflektorisch unter Vermittlung des zentralen Nervensystems eine dauernde Erregung der Chromatophoren bewirkt.

Bezüglich der Frage nach dem peripheren Verlauf der koloratorischen Nerven glaubt Biedermann aus seinen Versuchen schließen zu dürfen, daß sie mit den Blutgefäßen, d. h. in der Wand derselben verlaufen.

Dem Rückenmark sollte weder als „Zentrum" noch als Leitungsbahn der Pigmentnerven eine wesentliche Rolle zukommen. „Dagegen läßt sich zeigen, daß der ‚Tonus' der Chromatophoren vor allem von gewissen Teilen des Gehirns abhängt, deren Zerstörung oder Reizung überaus auffallende Farbenänderungen der ganzen äußeren Haut und gleichzeitig auch entsprechende Formveränderungen der dunklen Chromatophoren innerer Teile (Gefäße etc.) zur Folge hat."

Schon Steiner hatte beobachtet, daß nach Durchschneidung des Gehirns an der Grenze zwischen Seh- und Zweihügeln die Hautfarbe der Frösche (*esculenta* und *temporaria*) dauernd eine sehr dunkle wird. Die alleinige Abtragung der Gehirnhemisphären hat eine derartige Farbenänderung nicht zur Folge, so daß man schließen muß, daß die Sehhügel ein Zentrum der Innervation der schwarzen Chromatophoren darstellen.

Nach Biedermann läßt sich diese Beobachtung von Steiner immer leicht bestätigen, namentlich an Laubfröschen. Auch trocken gehaltene und dadurch sehr hell gewordene Temporarien dunkeln nach Zerstörung der Zweihügel, während andererseits in gleicher Weise operierte ganz dunkle Frösche, ins Trockene gebracht, innerhalb der gewöhnlichen Zeit entweder gar nicht oder nur in sehr unvollkommener Weise heller werden. Nach Biedermann stellen die Sehhügel beim Frosche ein tonisch wirkendes Hauptzentrum für die dunklen Chromatophoren der ganzen Haut dar, außerdem kommt aber wenigstens bei *Rana temporaria* auch tieferen Abschnitten des Gehirns, bezw. dem Rückenmark, eine gewisse Bedeutung als Innervationszentrum der Pigmentzellen zu. „Darauf weist die Tatsache hin, daß ein Hautgebiet, welches nur noch durch die Gefäße mit dem übrigen Tier zusammenhängt, nach Zerstörung der Sehhügel früher und stärker dunkelt als ein solches, welches noch durch die Spinalnerven mit dem Rest des Zentralorgans in Verbindung steht. Das rasche Nachdunkeln im letzeren Falle bei schwacher Curarevergiftung ist wohl in demselben Sinne zu deuten. Die helle Hautfarbe eines gelähmten Unterschenkels nach Durchschneidung des Ischiadicus und sämtlicher Weichteile des Oberschenkels, sowie das rasche, starke und dauernde Dunkeln nach Zerstörung der Sehhügel beweist ferner, daß die letzteren ihren tonischen Einfluß auf die Chromatophoren auch dann noch geltend zu machen imstande sind, wenn nur mehr die Gefäße (durch die mit ihnen verlaufenden Nerven) denselben vermitteln können."

Von den Sinnesorganen, deren Reizung Wechsel in der Fär-

bung zur Folge hat, kommt dem Auge im Gegensatz zu den vorangehenden Tieren nur eine sehr geringe Bedeutung zu. Denn spontan hell gewordene Frösche dunkeln nach Exstirpation der Bulbi unter sonst unveränderten Bedingungen niemals in irgend erheblichem Grade. Daraus schließt Biedermann, „daß weder die unzweifelhaft vorhandene direkte Lichtwirkung auf die Haut noch auch eine durch das Sehorgan vermittelte Reflexwirkung die jeweilige Färbung des Tieres in erster Linie bedingen". Dagegen sollten Hautempfindungen (Druckreize) dabei die Hauptrolle spielen. Zugunsten dieser Anschauung spricht schon der Umstand, daß es erfahrungsgemäß so leicht gelingt, die Farbe dunkler Frösche durch Hautreize jeglicher Art aufzuhellen. Hierher möchte wohl auch die Wirkung des Austrocknens bei *Rana temporaria* zu rechnen sei. Am klarsten liegen aber wohl die Verhältnisse beim Laubfrosch. „Als ich im Frühling (schreibt Biedermann) eine größere Zahl dieser Tiere erhielt, wurden dieselben provisorisch in ein irdenes, mit einem Drahtgitter bedecktes Gefäß gebracht und in einem nicht sehr hellen Raum aufbewahrt. Fast ohne Ausnahme hatten die Frösche eine in verschiedenen Nuancen zwischen Dunkelgrün, Grau und Schwarz wechselnde Farbe angenommen und blieben so während vieler Tage. Dies änderte sich aber sofort, als in dasselbe Gefäß ein größerer Zweig mit Blättern gebracht wurde. Fast alle Frösche nahmen dann in kürzester Zeit eine schöne hellgrüne Farbe an. Eine analoge Beobachtung teilt schon Leydig (105) mit. . . . . Man kann leicht zeigen, daß in diesem Falle nur die Berührung der Frösche mit den Pflanzenblättern als Ursache der Grünfärbung der Haut angesehen werden kann, denn der Versuch gelingt mit unfehlbarer Sicherheit auch an geblendeten Fröschen oder bei völligem Ausschluß des Lichtes und innerhalb der normalen Grenzen bei beliebiger Temperatur. . . . Der Versuch gelingt auch mit künstlichen Blättern und es beweist dieser Umstand allein schon, daß als auslösender Reiz wohl nur gewisse Berührungsempfindungen in Betracht kommen. Offenbar vollziehen sich die betreffenden Pigmentverschiebungen, die einerseits in teilweisem Zurückziehen des schwarzen, andererseits in einer Ausbreitung des gelben Pigmentes und gewissen Lageveränderungen der Interferenzkörnchen bestehen, unter Vermittlung des in den Sehhügeln gelegenen Hauptzentrums der ‚Pigmentnerven'; denn Laubfrösche, welche nach Zerstörung des letzteren eine schwarze Färbung angenommen haben, ändern dieselbe nicht mehr um, auch wenn man sie noch so lange und selbst im Hellen auf Blättern sitzen läßt. Dagegen hindert, wie nach den oben mitgeteilten Erfahrungen leicht verständlich ist, Durchschneidung des Ischiadicus bei einem dunklen Frosch das Ergrünen des gelähmten Beines unter den erwähnten Umständen in keiner Weise.

„Man kann umgekehrt jederzeit hellgrünen Laubfröschen in kürzester Zeit eine dunkelgrüne, graue oder schwarze Färbung erteilen, wenn man dieselben auf eine so beschaffene Unterlage bringt, daß die Berührung mit derselben zu Sensationen Anlaß gibt, die sich offenbar ganz wesentlich von den normalen unterscheiden. So sieht man hellgrüne Exemplare von *Hyla* in einem Glase, dessen Boden und Wände mit Filz oder noch besser mit einem nicht zu feinmaschigen Drahtgitter überzogen sind, sehr rasch dunkeln und schließlich eine fast schwarze Färbung annehmen, die sich sofort wieder in Hellgrün verwandeln läßt, wenn man in dasselbe Gefäß

einen beblätterten Zweig bringt. Auch hier spielt das Licht keinerlei Rolle, denn helle Laubfrösche dunkeln in einem Drahtkäfig auch bei diffusem Tageslicht. Im allgemeinen wird man das Resultat der vorstehenden Beobachtungen dahin zusammenfassen dürfen, daß rauhe und unebene oder gar unterbrochene Flächen, welche insbesondere den Haftscheiben der Zehen nur in unvollkommener Weise die Befestigung gestatten, das Dunkeln, glatte Flächen dagegen die Grünfärbung der Haut auf reflektorischem Wege begünstigen. Hiermit steht auch in Uebereinstimmung, daß hellgrüne Laubfrösche (auch bei diffusem Tageslicht) alsbald dunkeln, wenn man an allen vier Extremitäten die Nerven durchschneidet und jene dadurch anästhetisch macht".

„Bei *Rana temporaria* und *Rana esculenta* habe ich ein ähnliches Verhalten wie bei *Hyla* nicht beobachtet und es scheint bei diesen Froschspecies in erster Linie die Temperatur und die Feuchte des Aufenthaltsortes für die jeweilige Hautfärbung von ausschlaggebender Bedeutung zu sein."

Die neueren Beobachtungen von E. Babák (6) über die chromatische Hautfunktion der Larven und Jugendformen mehrerer Amphibien haben folgendes ergeben:

Die *Amblystoma*-Larven (Axolotln) besitzen besonders in der Jugend einen ausgesprochenen Farbenwechsel in Beziehung zu den Beleuchtungsverhältnissen, indem sie im Lichte heller, in der Dunkelheit dunkler werden. Dieser Farbenwechsel wird von den Augen beherrscht, also reflektorisch durch die im Lichte und in der Dunkelheit in den Netzhäuten verlaufenden Vorgänge reguliert, und zwar so präzis und auffallend, wie es bisher nur für einige Crustaceen (vgl. dieses Handbuch p. 274) bekannt ist. Die Netzhaut beherrscht vermittels des Zentralnervensystems die Richtung, den Umfang und die Schnelligkeit der Chromatophorenbewegungen. Nach Entfernung der Augen sind die Erscheinungen des Farbenwechsels bei den *Amblystoma*-Larven gerade umgekehrt wie bei normalen Tieren.

Eine ähnliche, obwohl nicht so auffällige Beziehung zwischen der Netzhaut und den Chromatophoren konnte ferner an den Larven von *Rana fusca* und *esculenta* sichergestellt werden. Zweifelhafte Ergebnisse wurden dagegen bei Versuchen an Larven von *Bombinator igneus* und *Hyla arborea* erhalten.

Das Verhalten der chromatischen Hautfunktion der ausgewachsenen Anuren, bei denen die Netzhaut fast keinen Einfluß auf den Farbenwechsel ausübt, ist nach Babák wenigstens bei *Rana* sekundär erworben.

F. Innervation des Magendarmrohres.

Reizung der Vorderwurzeln des 3. und 4. Spinalnerven (Waters, 184), sowie Reizung der Hinterwurzeln desselben Nerven (E. Steinach und H. Wiener, 167) bewirkt Kontraktion des Froschoesophagus. Horton-Smith (92) gelang es jedoch nicht diese Versuchsergebnisse zu bestätigen; er nimmt an, daß der Froschoesophagus nur vom N. vagus aus motorisch innerviert wird. Am Oesophagus der Kröte fand jedoch Bottazzi (37), daß Reizung des sympathischen Nervenstammes, welcher nach Gaskell bei den Amphibien herzbeschleunigende Fasern enthält, deutliche Zusammenziehungen der Oesophagusmuskulatur erzeugt.

Bezüglich des Magens der Amphibien leugnet Horton-Smith (92), daß dieses Organ vom Sympathicus innerviert wird. Dagegen erhielten sowohl Steinach (168) wie Dixon (56) bei ihren Versuchen mit Reizung von Rückenmarksnerven immer positive Ergebnisse. So sah Dixon deutliche Magenzusammenziehungen bei Reizung des 3., 4. und 5. Verbindungsastes. Er konnte ferner nachweisen, daß die Magenmuskulatur Hemmungsfasern vom Nervus vagus erhält.

Schwache wiederholte mechanische Reizung (Kitzeln mit einem weichen Pinselchen) der Schlundschleimhaut bewirkt an *Bufo vulgaris* eine reflektorische Hemmung der rhythmischen automatischen Kontraktionen des Oesophagus. Als afferente Nervenbahn fungiert dabei wahrscheinlich der Glossopharyngeus oder der Vagus. Das Reflexzentrum liegt in der Medulla oblongata, während die efferente Bahn in den aus der proximalen Strecke des Rückenmarkes austretenden Sympathicuszweigen zu suchen ist (Bottazzi, 39).

Nach Bottazzi (37) gehen von der Medulla oblongata der Kröte ausschließlich positive tonotrope Impulse für den Oesophagus aus, während vom Rückenmark Impulse ausgehen, die den Tonus der Oesophagusmuskulatur herabsetzen.

G. Die ontogenetische Entwicklung der Funktionen der Rückenmarkszentren.

Nach E. Babák (3), der Durchschneidungsversuche an Froschlarven und jungen Fröschen ausführte, enthalten bei den Larven diejenigen Segmente des Rückenmarks, welche den Ursprung der Spinalnerven der Hinterbeine und des Schwanzes darstellen, zugleich die höheren für die Lokomotion bestimmten Koordinationsmechanismen, welche auch spontaner Tätigkeit fähig sind. Auch die ganz jungen Frösche zeichnen sich durch eine weit höhere Koordinationsfähigkeit der distalen Rückenmarkssegmente aus als die erwachsenen Frösche.

A. Giardina (74) stellte diesbezüglich Untersuchungen an Kaulquappen von *Discoglossus pictus* an.

Wenn man durch einen Querschnitt einen Embryo oder eine eben aus dem Ei geschlüpfte Larve in zwei Stücke schneidet, so kann sich, wie das bereits von anderen Anuren bekannt ist, jedes Stück für sich entwickeln. Unter anderem entwickeln sich in jedem Stück auch die Muskeln und es treten deutliche Muskelbewegungen auf. Larven, welche geköpft werden, ehe sich die Beziehungen zwischen Hirn und Rückenmark hergestellt haben, werden spontaner Ortsbewegung fähig. In dem Maße, wie der Schnitt weiter gegen die hinteren Körperbezirke hin fällt, ist die Spontanität der koordinierten Bewegungen des hinteren Stückes immer weniger ausgesprochen und erlischt schließlich, wenn das Stück lediglich den Schwanz oder einen Teil desselben umfaßt. Wie beschränkt aber auch immer die isolierte Portion sein mag, immer ist sie zu reflektorischen, koordinierten Bewegungen befähigt, welche auch eine Lokomotion bewirken können, selbst wenn es sich nur um einen Teil der Schwanzanlage handelt. Das läßt sich noch besser zeigen, wenn man, anstatt kleine Stückchen isoliert wachsen zu lassen, ihnen Gelegenheit gibt, sich durch Transplantation auf den Körper anderer Larven vollständig zu entwickeln (Methode von Born).

Wenn man bei einer weiter entwickelten Larve mit einem völlig funktionierenden Schwanze durch einen Querschnitt einen Teil des Schwanzes oder auch den ganzen Schwanz isoliert, so vermag dieser Schwanzteil keine koordinierten Reflexe, und infolgedessen keine Lokomotionsbewegungen auszuführen. Diese Unfähigkeit beruht nicht auf dem Traumashock, sondern auf der Unterdrückung der nervösen Verbindungen mit dem weiter nach vorn gelegenen Rückenmarkstraktus, d. h. auf dem Zustand funktioneller Unterordnung, in dem sich das Schwanzmark normalerweise gegenüber dem Lendenmark befindet. Werden aber solche Schwänze bezw. Schwanzteile mittels Transplantation durch genügend lange Zeit am Leben erhalten, jedoch vor einer nervösen Beeinflussung durch das Haupttier bewahrt, so können sie die Fähigkeit erlangen, koordinierte Bewegungen auszuführen. Diese neuerworbenen Funktionen sind jedoch nicht von Dauer.

Nach WINTREBERT (186), der Durchschneidungsversuche an Kaulquappen von *Alytes* (Kröte) anstellte, liegt erst in der Gegend zwischen dem 10. und 12. Spinalnervenpaare ein sensibles und motorisches Zentrum für den ganzen Schwanz. Beim Schwanz der Urodelen (Axolotl) liegen die Zentren ebenfalls höher (doch nicht in dem gleichen Maße) als die Grenzen ihrer peripheren Innervation (187).

In weiteren Untersuchungen über die Shockwirkungen nach Durchtrennung des Zentralnervensystems fand E. BABÁK (4, 5), daß bei den Kaulquappen keine auffällige Shockwirkung vom Rückenmarke und vom distalen Abschnitte des Kopfmarkes aus zu erzielen ist. Die Shockwirkungen, welche bei Durchschneidung der höheren Teile eventuell auftraten, waren im Vergleich mit denjenigen bei erwachsenen Tieren gering und von kürzerer Dauer. Nach BABÁK breitet sich die Empfindlichkeit des Zentralnervensystems gegen operative Eingriffe während der Entwicklung des Frosches schrittweise von den proximalen auf die distalen Regionen aus und nimmt zugleich in den Gehirnabschnitten allmählich zu.

Dritter Teil: Reptilien.

A. Schildkröten.

Eingehende Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems, namentlich der höheren Hirnteile, der Sumpfschildkröte (*Emys europaea* s. *orbicularis*) wurden von G. FANO (65) hauptsächlich unter Anwendung der Abtragungsmethode ausgeführt. Vor allem suchte er dabei den Mechanismus der Willensbewegungen zu erforschen. Hier seien nur die Hauptergebnisse kurz zusammengestellt.

Rücken- und Kopfmark.

Sumpfschildkröten, die sich nicht im Winterschlaf befinden, zeigen einige Stunden oder mitunter auch sofort nach Abtragung des ganzen Gehirns mit Ausnahme der Medulla oblongata eine ungewohnte Lokomotionstätigkeit, die entweder ununterbrochen (rhythmisch) fort-

gesetzt wird oder mit mehr oder weniger längeren Ruhepausen periodisch auftritt. Im Wasser schwimmen sie, doch mit geringerer Kraft und Lebhaftigkeit als auf dem Lande. Bei diesen spontan auftretenden Lokomotionsbewegungen sind meist die Muskeln der vorderen Beine überwiegend tätig.

Das Zentrum, welches diese Bewegungen erzeugt, wurde von Fano als Lokomotionszentrum bezeichnet. Sein Sitz kann entweder auf die Medulla oblongata beschränkt sein oder aber sich auf das ganze Rücken- und Kopfmark erstrecken. Die Tätigkeit dieses Zentrums ist keine reflektorische, sondern eine automatische. Für diese Annahme sprechen nach Fano folgende Versuchsergebnisse.

Abkühlung, Blutung und starke Erschöpfung der Zentren wandeln die rhythmisch andauernde Lokomotionstätigkeit in eine periodische um. Diese Perioden sind dann in ihrer Zahl und in ihrem Umfang, ebenso wie die Lucianischen Perioden der Herzbewegungen und diejenigen der Atembewegungen (Cheyne-Stokes), von den genannten äußeren Versuchsbedingungen (die dauernd einwirken) unabhängig.

Abklemmung der Luftröhre verringert diese Bewegungen anstatt sie zu erhöhen. Auch das Blut stellt keine notwendige Bedingung dar. Die traumatische Wirkung des Schnittes kann nicht als Auslösungsreiz dieser Bewegungen betrachtet werden, weil die Bewegungen fast bis zum Lebensende (d. i. mitunter mehr als 3 Wochen) fortdauern.

Strychninvergiftung erhöht zwar die Reflexerregbarkeit des Rückenmarks, vermindert dagegen die Lokomotionsbewegungen.

Die Lokomotionsbewegungen können ferner nach Fano unabhängig von den Atembewegungen des Tieres verlaufen. Ihre Automatie beruht also nicht auf einer Ausbreitung der Atemimpulse. Sie ist auch vom Schluckzentrum (das bei den normalen Schildkröten eine rhythmische, sehr wahrscheinlich automatische Tätigkeit zeigt) unabhängig.

Die automatische Tätigkeit des Lokomotionszentrums hat ferner keine direkte Beziehung zu der reflektorischen Tätigkeit der Rückenmarkszentren der Beine. Während die enthirnten Schildkröten oft nicht sofort nach der Operation sich zu bewegen beginnen, sondern erst einige Stunden, ja sogar 2—3 Tage später, sind sie unmittelbar nach der Operation überaus reflexerregbar. Kaum berührt, ziehen sie rasch ihre Beine zurück. In den Fällen von periodisch auftretender Lokomotion zeigt die Reflexerregbarkeit keine Schwankungen, ist vielmehr auch während der Ruhepausen deutlich vorhanden. Während die Vorderbeine an den automatischen Lokomotionsbewegungen am wirksamsten teilnehmen, zeigen sie sich andererseits für mechanische äußere Reize deutlich minder erregbar als die Hinterbeine.

Durch sukzessive Durchschneidungen der Medulla oblongata konnte Fano feststellen, daß das Lokomotionszentrum im allgemeinen zwischen dem mittleren und dem hinteren Drittel des Bodens des 4. Ventrikels endet; denn die spontanen Lokomotionsbewegungen verschwinden (zusammen mit den Atembewegungen), wenn die Med. obl. bis zu dem genannten Niveau abgetragen wird. Ein Längsschnitt in der Mittellinie des Sinus rhomboidalis hebt dagegen die automatischen Lokomotionsbewegungen nicht auf. Das Gesamt-

zentrum ist also in zwei symmetrischen Zentren teilbar, die unabhängig voneinander zu funktionieren vermögen.

Die Zerstörung der Medulla oblongata hat jedoch nicht immer den absoluten Verlust von Lokomotionsbewegungen zur Folge. Diese Bewegungen entstehen dann aber reflektorisch, durch die Traumawirkung ausgelöst. Die Koordination der Lokomotionsbewegungen ist zwar im Rückenmark organisiert, die automatischen Impulse, welche die Rückenmarkszentren zur Tätigkeit veranlassen, entstehen jedoch in dem Zentrum des Kopfmarks.

Daß die Koordination der Lokomotionsbewegungen im Rückenmark selbst organisiert ist, wird nach Fano auch durch den Versuch erwiesen, daß bei einer Schildkröte, die nach Abtragung des Groß- und Kleinhirns 6 Tage lange automatische Lokomotionsbewegungen zeigte, dann aber unbeweglich blieb, jede starke Reizung des einen Hinterbeines durch eine Flexion desselben Beines reflektorisch beantwortet wurde, während sich das andere Hinterbein zugleich aktiv streckte, gerade so, wie es bei der normalen Lokomotion geschieht.

Der Umdrehreflex ist bei den Schildkröten ohne Groß- und Kleinhirn erhalten.

Bezüglich der Funktionen des Kleinhirns konnte Fano aus seinen Abtragungsversuchen keine positiven Ergebnisse gewinnen.

Lobi optici.

Schildkröten, bei denen die Hemisphären und die Thalami optici unter Schonung der Lobi optici abgetragen wurden, bleiben nach Fano unbeweglich an dem Platze, an den sie hingelegt wurden. Das Mittelhirn übt also eine tonische Hemmung auf die automatischen Lokomotionszentren des Kopfmarks aus. Partielle Abtragungen der Mittelhirndecke (Lappenteil der Lobi) oder der Mittelhirnbasis (Schenkelteil) zeigten, daß die Hemmungszentren vornehmlich in dem letzteren Teile liegen.

Hemmungszentren liegen jedoch auch in der Decke der Lobi optici, denn nach Abtragung dieses Teiles unter Schonung der sämtlichen übrigen Hirnpartien, also auch des Großhirns und der Thalami optici, zeigen die Tiere eine ungewohnte Ruhelosigkeit und Lebhaftigkeit und reagieren auf äußere Reize mit heftigen Bewegungserscheinungen. Sie haben ferner den Gesichtssinn nicht eingebüßt.

Thalami optici und Hirnhemisphären.

Die Abtragung der Hirnhemisphären bewirkt nach Fano scheinbar keinen völligen Verlust irgendwelcher Funktion, die man sonst dem Gehirn zuschreibt. Eine so operierte Schildkröte bewegt sich spontan, vermeidet Hindernisse, sieht gut, beantwortet die auf sie einwirkenden Reize zweckmäßig. Sie verhält sich ganz und gar wie ein normales Tier. Nur erscheint sie etwas langsamer, weniger „vernünftig". Sie zeigt eine wahre Willensschwäche. Immerhin vermögen also die Thalami optici allein wirkliche Willensimpulse zu entsenden. Für letztere Annahme sprechen nach Fano noch die Ergebnisse von Reizungsversuchen. Wird nämlich die Oberfläche der Hemisphären mit elektrischen Strömen gereizt, so tritt zunächst keine Reaktion des Tieres ein. $^1/_2$—1 Minute später beginnt es aber Lokomotionsbewegungen auszuführen, die durch kein Mittel zu hemmen sind, bis es schließlich von selbst zur Ruhe kommt. Werden nun die Hemisphären weggenommen und die Thalami optici gereizt, so verhält sich

das Tier ebenso, nur sind die Schritte etwas schwächer und nicht so zahlreich. Kräftiger und frequenter werden sie wieder, wenn die Decke der Lobi optici nachträglich abgetragen wird.

Künstliche Reizung der übrigen Hirnteile bewirkt ganz andere Erregungserscheinungen.

Fano untersuchte schließlich die Folgen einseitiger Abtragungen und Verletzungen der verschiedenen Hirnteile. Während die einseitige Abtragung der Hemisphären keine deutliche Störung herbeiführt, bewirkt die einseitige Abtragung der Lobi optici Reitbahnbewegungen nach der Richtung der unoperierten Körperseite. Diese Zwangsbewegungen entstehen infolge des Ueberwiegens der Adduktionsbewegungen der unoperierten Seite, während die Bewegungen der operierten Seite in Abduktionsrichtung erfolgen. Auf Grund weiterer Versuche mit einseitiger Abtragung und Längsspaltung der tieferen Hirnteile gelangte Fano zu folgenden Schlüssen: Die Willensimpulse für die Adduktionsbewegungen gehen fast sämtlich durch direkte Bahnen. Die Willensimpulse für die Abduktionsbewegungen gehen dagegen fast alle durch gekreuzte Bahnen. Die Kreuzung letzterer Bahnen findet zum größten Teil in der Medulla oblongata statt.

A. Bickel beschäftigte sich in einer ersten Versuchsreihe (25) mit den Funktionen des Rückenmarks der Schildkröten, in einer zweiten (30) dehnte er seine Untersuchungen auf die Funktionen des Gehirns aus. Da uns die erstere Mitteilung nicht zugänglich war, müssen wir uns auf die Besprechung der in der zweiten Publikation enthaltenen Hauptergebnisse beschränken.

Zu den Versuchen verwendete Bickel sowohl die Abtragungs- wie die Reizungsmethode. Als Versuchstier diente in erster Linie *Emys europaea*; einzelne Versuche wurden ferner mit gleichen Resultaten an der griechischen Landschildkröte, *Testudo graeca*, wiederholt.

Beobachtet wurden Schildkröten mit doppelseitig exstirpiertem Vorderhirn, mit halbseitiger Durchtrennung der Verbindung zwischen Vorderhirn und Zwischenhirn, mit doppelseitig exstirpiertem Vorder- und Zwischenhirn, mit halbseitiger Durchtrennung der Verbindung zwischen Zwischenhirn und Mittelhirn, mit doppelseitig exstirpierten Vorderhirn, Zwischenhirn und Mittelhirn, mit halbseitiger Durchtrennung des Zentralorgans am kaudalen Zweihügelrande, mit exstirpiertem Kleinhirn, mit Querdurchschneidung des Zentralorgans an der Uebergangsstelle zwischen Medulla oblongata und Rückenmark.

Die elektrische oder chemische Reizung (durch Applikation von verdünnter Essigsäure, Karbollösung, konzentrierter Kreatinlösung, Kreatin in Pulverform und Galle) wurde auf die Oberfläche der Hemisphären beschränkt. In den Skelettmuskeln wurden dabei keine Erregungserscheinungen beobachtet. Nur bei zwei Schildkröten, deren Hemisphären mit Essigsäure betupft waren, beobachtete Bickel auf Reizung der Tiere hin eigentümliche Stimmlaute, wie er sie sonst nie von den Tieren gehört hatte (vgl. oben die analoge Erscheinung beim Frosch, p. 379).

Hier seien nun mit den Worten des Verfassers die Versuchsergebnisse zusammengefaßt, die zum großen Teil die obigen Angaben Fanos bestätigen.

„Was die Häufigkeit der Ausführung spontaner Bewegungen und insonderheit spontaner Ortsbewegungen angeht, so nimmt diese bei

Tieren mit Verlust des Vorderhirns, wie auch mit Verlust des Vorder- und Zwischenhirns ab. Sie erfährt aber mit der Abtragung des Mittelhirns hinwiederum eine Steigerung, die sogar die Werte übertrifft, welche die Häufigkeit der spontanen Bewegungen beim normalen Tiere anzeigen.

Hinsichtlich der Ausführung der Bewegungen an und für sich und der Haltung der Gliedmaßen bei denselben zeigt das vorderhirnlose Tier keine nachweislichen Abweichungen von der Norm.

Die zwischenhirnlose Schildkröte zeigt sich ziemlich gleichgültig gegen die Lage ihrer Glieder im Raume und fängt meist später als das großhirnlose Tier zu schwimmen an, wenn man sie bei sonst ruhiger Haltung ihres Körpers plötzlich in tiefes Wasser setzt oder hineinfallen läßt.

Die mittelhirnlose Schildkröte läßt neben der großen Lebhaftigkeit (Bewegungsdrang), die diesem Tiere eigen ist, bestimmte Anomalien in der Ausführung der Bewegung erkennen. Diese Störungen beziehen sich auf die feineren Abstufungen in der Bewegung der einzelnen Gliedmaßen und sind offenbar auf sensible Basis zurückzuführen; die Bewegungen sind zum Teil tastend, plump, ungeschickt und gehen über das normale Maß hinaus. Man kann diese Störungen daher als ‚Mittelhirnataxie' bezeichnen. Die normale Reihenfolge im Gebrauch der einzelnen Extremitäten beim Kriechen und Schwimmen bleibt auch bei der mittelhirnlosen Schildkröte bestehen.

Die Schildkröte mit an der Uebergangsstelle zwischen Medulla oblongata und Rückenmark durchschnittenem Zentralorgan zeigt nur noch sehr wenig spontane Bewegungen einzelner Gliedmaßen, des Kopfes oder des Schwanzes. Eine spontane Lokomotion kommt überhaupt nicht mehr vor. Die Lokomotion, die manchmal auf langdauernde und intensive elektrische Reizung des Hinterkörpers hin erfolgt, ist bei Erhaltung der normalen Reihenfolge im Gebrauch der vier Gliedmaßen im höchsten Grade ataktisch. Diese Ataxie ist erheblicher als bei den Schildkröten, die noch außer dem Rückenmark die Med. obl. oder einen Teil derselben besitzen.

Zwangsbewegungen, wie Reitbahn-, Uhrzeiger-, Rückwärtsbewegungen usw., treten nur nach Verletzungen des Mittelhirns, des Hinter- und Nachhirns auf. Verletzungen beliebiger Art am Vorder- oder Zwischenhirn zeitigten niemals Zwangsbewegungen.

Durch elektrische oder chemische Reizung der Oberfläche des Vorderhirns lassen sich bei der Schildkröte keine Muskelbewegungen auslösen, die denen gleichgesetzt werden dürfen. welche man nach der analogen Reizung der senso-motorischen Rindenfelder bei Säugetieren beobachtet. In gleicher Weise treten epileptische Anfälle, tonische und klonische Krämpfe, Konvulsionen usw. nach alleiniger Reizung der Oberfläche des Vorderhirns bei der Schildkröte nicht auf."

Aus obigen Tatsachen zieht nun Bickel folgende Schlüsse:

1) Das Vorderhirn inkl. Olfactorius übt in erster Linie einen bewegungsanregenden Einfluß aus; dieser Einfluß kommt zum Teil auch dem Olfactorius allein zu. Eine Bedeutung für die Regulation der Bewegungen besitzt das Vorderhirn kaum.

2) Das Zwischenhirn besitzt ebenfalls vor allem einen bewegungsanregenden Einfluß; ferner verschaffen sich in ihm wahrscheinlich sensorische Erregungen, welche das Zentralorgan über die Lage der Glieder im Raum orientieren, Geltung auf die motorische

Sphäre (Regulation). Das gilt aber für das Zwischenhirn in weit geringerem Maße als für das Mittelhirn.

3) Das Mittelhirn hat, abgesehen von seinen Beziehungen zum Seh- und Hörakt, in besonderem Maße eine bewegungshemmende und bewegungsregulierende Funktion; dieselbe erstreckt sich vornehmlich auf die Lokomotion, den Fluchtreflex usw., weniger auf die Rückenmarksreflexe im engeren Sinne.

4) Die Medulla oblongata übt auf das Rückenmark einen reflexhemmenden Einfluß aus. Im Vergleich zum Rückenmark kommen ihr in erhöhtem Maße assoziative Fähigkeiten zu. Die Verbindung der Med. obl. (oder wenigstens des größten Teiles derselben) mit dem Rückenmark ist ferner die Conditio sine qua non für das Zustandekommen der spontanen Ortsbewegung des Tieres.

S. Sergi (156) exstirpierte bei seinen Untersuchungen an *Testudo graeca* dieselben Hirnteile wie Fano. Zum Unterschiede von diesem Forscher fixierte er die Tiere mittels einer Zange in horizontaler Lage. Die Beine und der Kopf waren dabei völlig freigelassen. Jede durch ein leichtes Gewicht nach unten gestreckte Extremität wurde ferner mit einem Schreibhebel verbunden, welcher die graphische Aufzeichnung der Bewegungen derselben ermöglichte. [In seiner ersten Versuchsreihe (156) legte S. Sergi den M. semimembranosus des einen Hinterbeines frei, dessen Tibialende er mit dem Schreibhebel verband, möglichst ohne die normalen Innervationsverhältnisse sonst zu stören. Dabei untersuchte er die unregelmäßig periodischen Kontraktionserscheinungen desselben, mit besonderer Berücksichtigung der Tonusschwankungen.]

Normale Tiere zeigen unter den angegebenen Versuchsbedingungen eine Reihe periodischer Bewegungen, die abwechselnd Phasen stärkerer und geringerer Tätigkeit aufweisen. Die Phasen stärkster Tätigkeit können einzelne oder mehrere, klonische oder tonische Bewegungsgruppen umfassen. Die Vorderbeine sind tätiger als die Hinterbeine. Die Hinterbeine zeigen eine Kontraktionsform von stärkerem Tonus als die Vorderbeine. Der Tonus ist im Winter ausgesprochener als im Sommer. Die Tonusschwankungen stehen in Beziehung zu den raschen Bewegungen und verlaufen in den vier Beinen unabhängig voneinander.

Die griechischen Schildkröten, denen die Hemisphären und die Thalami optici abgetragen wurden, zeigen nicht die absolute Bewegungslosigkeit der so operierten *Emys europaea*. Die Bewegungen können zwar fehlen; öfter aber zeigen sie eine Abnahme oder treten in komplizierten periodischen Formen auf. Die Tätigkeitsphasen beginnen dann mit Bewegungen, die immer umfangreicher werden, als ob die motorischen Impulse allmählich erwachten. Die Reflexerregbarkeit ist erhöht; schwache und einzelne Reize lösen Bewegungsgruppen aus. Die raschen und langsamen koordinierten Bewegungen können in den verschiedenen Beinen abwechselnd auftreten.

Nach Abtragung des Vorder- und Mittelhirns zeigt die motorische Tätigkeit verschiedenartige periodische Formen. Die Bewegungsgruppen sind jedoch weniger kompliziert als diejenigen der normalen Schildkröte. Die Tätigkeit der Vorderbeine überwiegt die der Hinterbeine. Die Schluckbewegungen werden von dauernden tonischen Kontraktionen der Vorderbeine begleitet. Die reflektorischen Reak-

tionen stören nicht den Ablauf der automatischen Bewegungen. Die Reflexbewegungen der Hinterbeine zeigen einen stärkeren Tonus.

Nach Abtragung der Mittelhirndecke allein erhöht sich die motorische Tätigkeit, die sehr komplizierte und veränderliche periodische Formen zeigt, bei denen die raschen Kontraktionen überwiegen und häufig die Tonusschwankungen fehlen. Auch hier sind die Vorderbeine tätiger als die Hinterbeine. Ungefähr dieselben Erscheinungen sind auch nach Abtragung des Mittel- und des Kleinhirns zu beobachten.

Bei den Rückenmarksschildkröten schließlich existiert noch automatische Tätigkeit. Die automatischen Bewegungen der Vorderbeine sind komplizierter und mannigfaltiger als die der Hinterbeine. Die raschen und langsamen Bewegungen sind noch koordiniert. Der Tonus des direkt gereizten Beines erscheint stärker.

Aus diesen Beobachtungen wird von Sergi u. a. folgendes geschlossen. Das Rückenmark ist das Hauptorgan des nervösen Tonus nicht nur für die in Ruhe befindlichen Muskeln (wie von der Mehrzahl der Physiologen angenommen wird) sondern auch für die sich kontrahierenden Muskeln. Die Koordination des Tonus ist gleichfalls im Rückenmark organisiert. Der Rückenmarkstonus ist reflektorischer Natur sowohl im Ruhezustand, wie im Tätigkeitszustande der Muskeln. Im Rückenmark befinden sich automatische Zentren für die Bewegungen der einzelnen Beine. Das automatische Koordinationszentrum liegt in der Medulla oblongata (Fano, s. o.).

Gegen die Deutung, daß die unter den angegebenen Versuchsbedingungen scheinbar spontan auftretenden Bewegungen automatisch sind, läßt sich jedoch (12) einwenden, daß die abnorme Lage, in die Sergi seine Tiere brachte, schon eine ergiebige Reizquelle für die Auslösung koordinierter auf Befreiung abzielender Bewegungen darstellen mußte.

Auch wurde von keinem Forscher bisher versucht, die peripheren Reize durch Durchschneidung der Hinterwurzeln wirklich auszuschalten.

B. Schlangen.

K. Osawa und E. Tiegel (129) stellten Untersuchungen über die Funktionen des Rückenmarks der Schlangen an mehreren japanischen Schlangenarten an, denen sie entweder das Rückenmark in zwei Teile teilten oder den Kopf abschnitten. Die Beobachtungen wurden an frisch operierten Tieren gemacht, da sie die Operation nicht längere Zeit zu überleben vermochten. Es wurden sowohl die bei Einwirkung künstlicher Hautreize eintretenden Reflexe wie die Folgen der künstlichen Reizung der Schnittfläche des Rückenmarks untersucht.

Mechanische, elektrische und thermische Reize (glühende Kohle) lösen, auf eine bestimmte Hautstelle appliziert, Reflexbewegungen der entsprechenden Muskeln aus, welche im Gegensatz zu dem bekannten Versuchsergebnis am Aale den Hautort dem Reize nähern.

Geköpfte Schlangen vermögen sich um den Arm des Experimentators oder um den Körper eines lebenden Kaninchens herumzuwickeln.

Der Schwanz ist besonders reizempfindlich.

Die wichtigsten Versuchsergebnisse fassen OSAWA und TIEGEL folgendermaßen zusammen:

Schwache Reize auf das Schwanzende bewirken peitschende Bewegungen desselben. Starke Reize auf den Schwanz bewirken außer peitschenden Bewegungen desselben kriechende Bewegungen des ganzen Rumpfes.

Schwache Reize auf den Rumpf bewirken Ausbiegen desselben gegen die Reizquelle hin. Starke Reize auf den Rumpf bewirken Ausbiegen desselben wie bei schwachen Reizen und dann Bewegungen in dem ganzen hinter der gereizten Stelle liegenden Abschnitt, die am Schwanze beginnen und bei geeigneter Reizstärke auf diesen beschränkt bleiben. Unter allen Umständen bleiben die vor der gereizten Hautstelle liegenden Teile in Ruhe.

Schlägt man die Schlange mit einem stumpfen Instrumente genau auf den Rücken, so wölbt sich die getroffene Partie gerade nach oben und bildet so eine von der Unterlage abstehende Schlinge.

Diese eigentümliche Reaktionsweise des Schlangenrückenmarks, daß der Tierkörper sich gegen die Reizquelle hin wölbt, erklärt die Beobachtung, daß die geköpfte Schlange sich noch um den Arm des Experimentators und um das Kaninchen, auf das man sie legt, herumwindet. Denn die erst berührte Stelle wölbt sich vor und bringt dadurch eine benachbarte mit dem Arm oder mit dem Kaninchen in Berührung, die nun ihrerseits gereizt sich vorwölbt, wieder neue Teile reizt usw. Ganz entsprechend muß der Vorgang erklärt werden, wenn bei der Schlange mit durchschnittenem Mark das Hintertier dem Vordertier sich anschmiegt, sobald beide an einer einzigen Stelle in Berührung gebracht werden. So zweckmäßig in dieser Form (fügen OSAWA und TIEGEL hinzu) der Vorgang erscheinen mag, so wird denselben Reflex niemand für zweckmäßig halten, wenn er durch eine glühende Kohle ausgelöst wird, gegen die das Tier sich vorwölbt, oder auf der es sich sogar zusammenringelt.

Direkte Reizungen frischer Rückenmarksquerschnitte ergaben folgendes. Schneidet man einer Schlange den Kopf ab, so macht der Rumpf unmittelbar nachher Bewegungen, die sich von den gewöhnlichen Kriechbewegungen nur durch ihre geringere Intensität unterscheiden. Haben sie aufgehört, so können sie durch einen neuen Schnitt sofort wieder hervorgerufen werden. Im allgemeinen scheint die Empfindlichkeit verschiedener Abschnitte des Markes von vorn nach hinten zuzunehmen. Am empfindlichsten sind die letzten Teile des Markes und wenn man den Schwanz abschneidet, so läuft er mit großer Behendigkeit davon.

Läßt man Induktionsströme durch einen Querschnitt des Markes gehen, oder reizt man denselben mit einer glühenden Kohle, nachdem die Bewegungen, welche durch das Anlegen des Schnittes erzeugt wurden, aufgehört haben, so treten sie von neuem mit so großer Intensität auf, daß der Rumpf fortkriecht, wenn seine Unterlage es ihm ermöglicht.

An aufgehängten Tieren konnten OSAWA und TIEGEL nun folgende weitere Tatsachen feststellen. Alle Bewegungen, die man durch direkte Reizung eines Markquerschnittes erhalten kann, sind regelmäßige Wellenbewegungen, die immer in der Transversalebene des Tieres bleibend über dasselbe vom Kopf zum Schwanzende hin ablaufen. Die Länge der einzelnen Wellen und die Geschwindigkeit ihrer Fort-

pflanzung werden umso größer, je stärker der Reiz ist. Kochsalz zeigte sich unwirksam, sehr wirksam hingegen Wärme, mechanische Reize und Induktionsschläge. Wird ein Draht in das Mark zunächst nur einige Linien weit eingestoßen, so erscheinen Kriechbewegungen, die über eine Viertelstunde lang andauern können. Sie beginnen jedesmal wieder von neuem, wenn der Draht tiefer eingestoßen wird.

Auch LUCHSINGER (111) stellte einige Versuche über die Rückenmarksreflexe von Schlangen an. Er sah, daß der Schwanz einer geköpften Schlingnatter auf sanftes Streicheln sich dem Reize zuwendet. Stechen, noch mehr Anglühen rufen dagegen ein Wegwenden des Schwanzes hervor. Diese Ergebnisse beseitigen nun nach LUCHSINGER den scheinbaren Widerspruch, welcher zwischen den älteren Versuchen PFLÜGERS am Aalschwanz und denjenigen von TIEGEL und OSAWA an Schlangen besteht. Die verschiedenen Resultate dieser Forscher sind dann auf die verschiedenen von ihnen angewandten Reizstärken zurückzuführen. „Diesen verschiedenen Reizstärken weiß das normale Rückenmark in verschiedener, aber jedesmal zweckmäßiger Weise zu antworten. Die Taxation der Reizstärke aber wird vom Rückenmarke verschiedener Tiere in verschiedener Weise besorgt. Was für eine Tierart ein starker Reiz, kann noch als schwach für eine andere gelten. Wird das Präparat alt, so ändern sich die Erscheinungen. Die zunehmende Erstickung des Gewebes wirkt wie kleine Dosen Strychnin. Milde Reize werden als starke empfunden, starke Reize aber verlassen die gewohnten Reflexbahnen und irradiieren in das gesamte Rückenmarksgrau, bewirken dementsprechend wieder ein Ueberwiegen der Muskeln der gereizten Seite, lassen den Schwanz wieder hineinschlagen ins Feuer.“

SCHRADER (153) stellte Untersuchungen über die Funktionen des Großhirns auf Grund der Ausfallserscheinungen nach Exstirpation desselben an Nattern verschiedener Species an, welche die Abtragung des Großhirns 4—6 Wochen überlebten. Die Operation erzeugte immer eine Läsion der Nervi optici; infolgedessen konnte SCHRADER über das Sehvermögen entgroßhirnter Nattern nichts erfahren. Trotzdem zeigten diese Tiere einen fast normalen Reichtum an spontanen Bewegungen, sobald die erste Woche nach der Operation überstanden war. Bald tummelten sie sich im Wasser, bald lagen sie zusammengerollt wie ihre normalen Genossen auf einem sonnenbeschienenen Fleckchen. Frösche ohne Großhirn sind weit weniger zu spontanen Bewegungen aufgelegt. Dieser sehr augenfällige Unterschied dürfte darauf beruhen, daß die Nattern mit großer Virtuosität ihre Zunge als Tastorgan benutzen. Das lebhafte Spiel der langen gespaltenen Zunge scheint das Augenlicht in vielen Beziehungen ersetzen zu können. Es hat durch den Verlust des Großhirns nichts eingebüßt. Während der Zeit der Häutung, an welcher sich die obere Lage der Cornea beteiligt, werden die Nattern alle wohl nahezu vollständig blind, dann sind sie auch unter physiologischen Verhältnissen genötigt, ihren Tastsinn ausgiebig zu gebrauchen. Nicht ohne Verwunderung kann man beobachten, wie die Schlangen ohne Großhirn auch unter den schwierigsten Verhältnissen ihre Tastempfindungen zu verwerten wissen.

Zur Demonstration dieser Fähigkeit verwandte SCHRADER eine gut geglättete (nicht polierte) Holzstange von der mittleren Dicke der Versuchstiere, welche wie ein Bratspieß um ihre Längsachse drehbar

in einem Stativ angebracht war, oder eine ebensolche, die zwischen zwei Fäden als Trapez frei aufgehängt war. Legt man ein normalen Tier irgendwie quer über diese Vorrichtungen, so läßt es sich aus jeder beliebigen Höhe meist sofort herunterfallen und sucht zu entkommen. Anders die entgroßhirnten Tiere. Hängen sie mit dem Schwanzende über der Stange, so erklettert das Kopfende, den eigenen Leib zur Führung und Stütze benutzend, sehr geschickt und sicher die Stange; sind sie mit dem Kopfende aufgehängt worden, so kriecht dieses auf der oberen Fläche der Stange weiter und zieht den herabhängenden Schwanz allmählich nach sich. Ganz oben angekommen, kriechen sie eine Weile auf der Stange hin und her, endlich rollen sie sich auf derselben ein. Dreht man nun die Stange um ihre Achse, oder läßt sie an ihren Fäden schwingen, so weiß das Schlangenkonvolut mit größter Sicherheit, ohne sich zu lösen, das Gleichgewicht zu halten. Wird die Bewegung zu schnell, so löst sich die Verschlingung und nun nimmt das Tier die verschiedensten Stellungen auf der bewegten Unterlage ein und kämpft so mit bestem Erfolge für die Aufrechterhaltung des Gleichgewichts. Nur durch plötzliche Veränderungen der Bewegungsform gelingt es, dasselbe zu Fall zu bringen.

Diese Beobachtungen zeigen einmal den hohen Grad von Verwertung der Tastempfindungen nebst der ungestörten Funktion aller auf die Erhaltung des Gleichgewichtes und den Gebrauch der Muskulatur bezüglichen Apparate, daneben aber auch einen tiefgreifenden Unterschied gegenüber dem Verhalten der Tiere mit intaktem Gehirn. Ein solches läßt sich auf den geschilderten Kampf um das Gleichgewicht überhaupt nicht ein, sondern flieht. Das gleiche tut eine blinde, sonst unverletzte Ringelnatter. Beide Tiere lassen ferner unzweifelhafte Ausdruckbewegungen beobachten, welche uns zwingen, den Tieren Affekte zuzugestehen. Von solchen Ausdruckbewegungen war nun nach Schrader bei den entgroßhirnten Schlangen nichts mehr zu bemerken. Auf der Drehscheibe führen die entgroßhirnten Nattern sehr schön ähnliche Kopfbewegungen aus, wie sie die großhirnlosen Frösche zeigen (vgl. oben p. 354 f.).

An nordamerikanischen Schlangen (*Pitouphis catenifer, Thamnophis parietalis, Bascanion constrictor vetustum*) stellte A. J. Carlson (46) die Geschwindigkeit der Nervenleitung im Rückenmark und im N. hypoglossus fest, unter Anwendung der Helmholtzschen myographischen Methode. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des zentrifugalen Erregungsvorganges im Rückenmark zeigte sich sehr ungleich. Ihr Mittelwert war 16 m pro Sekunde, was ungefähr der Hälfte der Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Froschischiadicus entspricht. Die physiologisch kürzesten zentrifugalen Bahnen laufen etwas dorsal in den Seitensträngen. Es sind dies wahrscheinlich die anatomisch als lange Bahnen bezeichneten motorischen Bahnen, d. h. sie sind aus leitenden Elementen zusammengesetzt, die sich als ein einziges Nervensystem durch die ganze Länge des Rückenmarks erstrecken. Die Bahnen scheinen physiologisch nur homolateral zu sein.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Hypoglossus ist noch geringer, im Mittel 10,5 m (zwischen 7,5 und 14,0 m) pro Sekunde.

Bei diesen Experimenten fand Carlson ferner, daß das Gehirn $2^1/_2$ Stunden nach Abtrennung vom Rückenmark im Niveau des 1. oder 2. Spinalnerven noch imstande war, einige scheinbar normale

Leistungen auszuführen. Wenn man die Hand oder sonst irgendein in die Augen fallendes Objekt dem Kopf näherte, so öffnete das Tier den Rachen und streckte die Zunge heraus, ähnlich wie eine unversehrte Schlange dies tut, nur mit dem Unterschiede, daß die Bewegungen der verletzten Schlange etwas langsamer und natürlich nicht von Zischen begleitet waren. Dieselben Bewegungen wurden auch durch Berührung irgendeines Kopfteiles ausgelöst. Gehörsreize verursachten dagegen keine Bewegungen.

Die Reaktionen wurden durch leichte Aethernarkose verhindert, lange ehe der Pupillenreflex erlosch. Da die Bewegungen ferner, selbst bei Präparaten, die sonst unzweifelhaft reagierten, nicht immer der Reizung folgten, so schien es CARLSON, daß diese Reaktionen wahrscheinlich als bewußte Reaktionen, und nicht als einfache Reflexbewegungen zu deuten seien.

Die am Rückenmark der Schildkröten und Eidechsen von LUCHSINGER (110, 111) angestellten Versuche wurden oben (p. 393) erwähnt. Am Rückenmarke der Eidechse wurden ferner von STEINER (170), von MARTIN, DUBOIS und TARCHANOFF (vgl. unten p. 430) einige Untersuchungen ausgeführt, deren Ergebnisse W. TRENDELENBURG (178) kürzlich zusammengefaßt hat.

C. Farbenwechsel der Reptilien.

Ueber die Bedeutung und Aufgabe, die dem Nervensystem beim Zustandekommen des Farbenwechsels der Haut zukommt, liegen nur spärliche und widersprechende Angaben vor, von denen namentlich diejenigen von KELLER und CARLTON zu erwähnen sind (vgl. im übrigen VAN RYNBERK, 143).

R. KELLER (98) stellte unter BIEDERMANNS Leitung am Chamäleon Untersuchungen an.

Aeußere Faktoren, welche den Zustand der Pigmentzellen direkt ändern können, würden auch hier (wie bei den Amphibien) namentlich von Wärme und Licht dargestellt. Periphere Reize, die durch Vermittlung des Nervensystems Variationen in der Hautfärbung bewirken, wären auch hier namentlich Tastempfindungen. „Werden (die Tiere) von ihren normalen Aufenthaltsorten, dem Geäst der Bäume, entfernt, und gezwungen, sich auf dem Erdboden fortzubewegen, so tritt regelmäßig eine deutliche Veränderung ein. In wenigen Minuten hellt sich die Färbung auf. Allenthalben entwickelt sich eine weiße Fleckenzeichnung, die immer mehr in den Vordergrund tritt, und bald kann man sagen, auf weißem Grunde stehen schwarze, größere und kleinere, den ‚Stippchen' und ‚Binden' entsprechende Flecken." Dies wäre ein Schutzreflex, „denn auf einem kiesigen Boden ist das so gezeichnete Tier oft aus einiger Entfernung kaum zu bemerken".

Durchschneidung, bezw. künstliche Reizung des peripheren Nerven oder der Zentren hat sehr veränderliche Effekte zur Folge, was auch von den früheren Autoren gefunden worden war.

Nach CARLTON (47), der am sogenannten Floridachamäleon, *Anolis carolinensis*, experimentierte, wären die Nervenzentren der Chromatophoren nicht im Rückenmark sondern in den Ganglien des sympathischen Grenzstranges gelegen. Durch ihre, vom Licht ausgelöste Tätigkeit, die also im Dunkel aufhört, würden die Chromatophoren in einem aktiven Reflextonus erhalten. Doch käme nach den späteren Untersuchungen PARKERS und STARATTS (131) der Wärme ein bedeutend größerer Einfluß zu, als dem Licht.

Vierter Teil: Vögel.

I. Die Funktionen der Gehirnzentren.

A. Grosshirn.

Eine eingehende Schilderung und Erörterung der Ausfallerscheinungen, die bei Tauben nach Abtragung des Großhirns feststellbar sind, verdanken wir M. E. G. Schrader (152). Da er in seiner Abhandlung den geschichtlichen Teil des Gegenstandes mitberücksichtigt und seine Ergebnisse in den meisten Lehr- nnd Handbüchern ausführlich behandelt werden, so scheint es uns überflüssig, hier darauf einzugehen.

Die elektrische sowie die chemische Reizung der Großhirnoberfläche der Vögel (Taube) sollte nach G. Gallerani und F. Lussana (71) und A. Bickel (27) im Gegensatz zu dem Verhalten der meisten Versuchssäugetiere keine motorischen Erregungserscheinungen bewirken. Demgegenüber hatte allerdings schon D. Ferrier (66) bei Tauben beobachtet, daß die Reizung des in der Fig. 50 mit einem

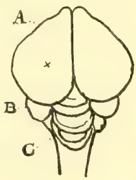


Fig. 50.

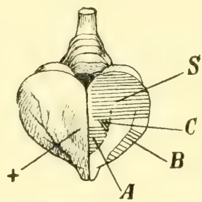


Fig. 51.

Fig. 50. Gehirn der Taube nach D. Ferrier. *A* Großhirn, *B* Zweihügel, *C* Kleinhirn.

Fig. 51. Großhirn der Taube (nach O. Kalischer). *A* Extremitätenregion, *B* Kiefer-Zungenregion. *C* Augenschlußregion, *S* Sehsphäre, + Wulst.

Kreuz gekennzeichneten Punktes eine heftige Kontraktion der Pupille der Gegenseite hervorruft, die mitunter von einer Kopfdrehung begleitet wird. Boyce und Warrington (40) erhielten außer der Pupillenverengerung noch komplizierte Pick- und Schlingbewegungen.

In neuerer Zeit gelang es O. Kalischer (96), bei Taube, Huhn und Ente regelmäßig verschiedene motorische Felder durch elektrische Reizung der Großhirnoberfläche abzugrenzen.

Bei der Taube löst schwächere Reizung der Stelle *A* (vgl. Fig. 51) isolierte Zehen- und Fußbewegungen auf der gegenüberliegenden Körperseite aus; stärkere Reizung auch Zehenbewegungen auf der gleichen Körperseite, allerdings in geringerem Maße. Reizung der Stelle *B* ruft Oeffnung und Schließung des Schnabels hervor; Zungenbewegungen traten am sichersten auf, wenn man die Elektroden in der bezeichneten Region möglichst lateralwärts und vorn aufsetzte. Reizung der Stelle *C* bewirkt Augenschluß durch Senkung des oberen Augenlides, und zwar oft gleichmäßig auf beiden Augen. Sowohl die Exstirpationsversuche, als die Reizerfolge sprechen dafür, daß die

Stelle S die Sehsphäre darstellt. Denn bei Reizung dieser Stelle treten sehr oft Augenbewegungen und Pupillenverengerung ein. Häufig erfolgen dabei zugleich Kopfbewegungen; und zwar beobachtet man bei Reizung der rechten Großhirnhemisphäre Drehung des Kopfes nach links, bei Reizung der linken Hemisphäre Drehung des Kopfes nach rechts.

Wesentlich dasselbe gilt auch für das Huhn und die Ente. Bei letzterem Tiere gelang es außerdem, durch Reizung eines auf dem Wulste gelegenen, etwas nach vorn von der Reizstelle für den Fuß befindlichen Punktes Bewegungen beider Flügel zu erzielen, die sich beide ausbreiteten.

Viel bedeutungsvollere Resultate erhielt O. KALISCHER bei seinen Untersuchungen über das Großhirn der Papageien (95, 97), bei denen er sich sowohl der Abtragungs- wie der Reizungsmethode bediente. Vor ihm hatte nur COUTY (52) ähnliche vorläufige Untersuchungen mit positivem Erfolg über denselben Gegenstand angestellt. KALISCHERS Untersuchungen erstreckten sich auf die anatomischen wie physiologischen Eigenschaften. Von den letzteren untersuchte er das Sehen, das „Sprechen“, die Reizwirkungen, die Bewegung und Empfindung, die Nahrungsaufnahme und ihre Störungen und schließlich die Drehbewegungen und die Drehstörungen.

„Ist auch durch die vorliegenden Untersuchungen (so schreibt KALISCHER in seinen Schlußbemerkungen) ein abschließendes Urteil über die Funktionen der einzelnen Teile des Großhirns noch nicht erbracht, so geht doch aus meinen Ergebnissen unzweifelhaft hervor, daß den verschiedenen Teilen des Großhirns ganz distinkte Funktionen zukommen . . . .

Die elektrischen Reizungen, die ich bei den Papageien vornahm, hatten an verschiedenen Stellen des Großhirns verschiedene Reizerfolge ergeben (vgl. umstehende Abbildung Fig. 52). Wenn auch die Deutung derselben für die Funktion des gereizten Gehirnteiles, wie z. B. die Deutung der von einem bestimmten Punkte des Schläfenteiles hervorgerufenen ‚Phonation‘ schwierig sich erwies, so boten die Reizerfolge doch wenigstens einen Anhalt für die Lokalisation. Im Anschluß an die Exstirpationen verschiedener Bezirke des Großhirns sahen wir Störungen des Sehens, des Sprechens, des Fressens, der Bewegung und Empfindung und der Orientierung hervortreten, und wenn auch der Ausfall der einzelnen Funktionen sich nicht immer ganz für sich erzielen ließ wegen der tiefen Lage der zu exstirpierenden Teile und ihrer engen Nachbarschaft, so waren doch nach jeder Operation bestimmte Funktionsstörungen vorherrschend. Die doppelseitige vollständige Großhirnexstirpation läßt sich bei den Papageien nicht ausführen; auch gelang es nicht, Tiere nach vollständiger einseitiger Großhirnexstirpation für längere Zeit am Leben zu erhalten. Ja, schon eine umfangreiche Teilexstirpation in beiden Hemisphären überlebten die Tiere nur wenige Tage, wofern der Kopf des Mesostriatums eine erhebliche Schädigung erfahren hatte.

Als G r o ß h i r n r i n d e kann bei den Papageien nur eine einzige Stelle, nämlich der W u l s t an der Konvexität des Gehirns, in Betracht kommen, von dessen vorderer Spitze ein der P y r a m i d e n - b a h n der Säuger vergleichbarer Nervenzug seinen Ausgang nimmt. Dieser Zug leitet auch die Erregungen des Wulstes für die Extremitäten nach abwärts“. Obwohl also den Papageien eine Großhirnrinde

fast ganz fehlt, stehen sie doch auf einer so hohen Stufe psychischer Entwicklung. Ja, auch nach doppelseitiger Exstirpation des Wulstes, des freien Palliums und anderer oberflächlichen Hirnpartien fanden sich nur vorübergehend geringe Störungen in der Bewegungssphäre, und das psychische Verhalten erlitt keine wesentliche Veränderung. Dauernde Störungen der Intelligenz traten erst nach ausgedehnten, tiefen Verletzungen beider Hemisphären hervor. Auch die doppelseitige Stirnhirnverletzung hatte, was hier noch bemerkt sein mag, wofern das Mesostriatum intakt blieb, keine nennenswerte Veränderung der psychischen Tätigkeiten zur Folge.

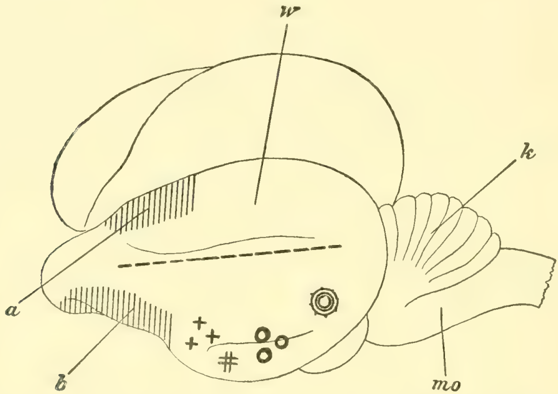


Fig. 52. Gehirn der Papageien von der Seite (nach O. Kalischer). *a* Reizzone des Wulstes (*w*), *b* Reizzone des Stirnteiles, # Phonation, + Kiefer- und Zungenbewegungen, ○ Bein-, Fuß- und Flügelbewegungen, ◎ Augenbewegungen, *k* Kleinhirn, *mo* Med. oblongata.

Von der vorderen Partie des Wulstes (*a*) ließen sich Bewegungen des Beines, des Fußes, der Zehen, der Flügel, der Augen, des Schwanzes meistens der der Reizstelle gegenüberliegenden Körperseite (wo sie jedenfalls stets stärker und ausgiebiger waren) hervorrufen. Von der Reizzone des Stirnteiles (*b*) ließen sich Bewegungen der Kiefer-, Zungen- und Kopfmuskeln erzielen. Die Bewegungen derselben Muskeln, die man durch Reizung des Schläfenteiles erhielt, waren meist gröber und ausgiebiger, im Vergleich zu den obengenannten. Die „Phonation“ unterschied sich von den übrigen Reizerfolgen am Schläfenteil besonders dadurch, daß sie ganz regelmäßig von ein und derselben Stelle erhalten werden konnte. Es bedurfte ferner meist nur einer viel geringeren Reizstärke, als für die übrigen Reizerfolge. Die Tiere gaben einen deutlich artikulierten kurzen Laut von sich, der einmal einen etwas höheren, ein anderes Mal einen etwas tieferen Klang hatte. Die Phonation ließ sich im allgemeinen bei demselben Tiere gleichmäßig gut von beiden Hemisphären aus hervorrufen.

Tritt die Bedeutung der „Rinde“ somit bei den Papageien fast ganz zurück, so spielt das Striatum mit seinen verschiedenen Abteilungen eine um so wichtigere Rolle. Das Mesostriatum, welches die direkte Fortsetzung der tieferen Gehirnteile (des Thalamus) bildet, stellt das wichtigste Großhirnzentrum für die Funktionen der Bewegung und Empfindung dar. Nach seiner Exstirpation gehen die Hauptganglien des Thalamus auf der gleichen Seite zugrunde. Auch das Mesostriatum selbst erwies sich nicht gleichartig in seinen verschiedenen Teilen; der hintere Teil schien für die Sensibilität, der

vordere Teil (Kopf) für die Motilität besondere Bedeutung zu besitzen. Nach doppelseitiger leichter Schädigung einer bestimmten Stelle des Kopfes des Mesostriatums traten dauernde, schwere motorische Sprechstörungen ein, wobei kaum noch Worttrümmer zurückblieben, während nach einseitiger Schädigung derselben Stelle, gleichviel welcher Seite, das Sprechen nur vorübergehend gestört war. Ebenso wie die Sprechbewegungen, zeigten sich auch die Freßbewegungen vollkommen an das Großhirn gebunden. Auch die übrigen Bewegungsformen waren nach schweren Schädigungen des Mesostriatums sehr eingeschränkt; nur vereinzelte Bewegungen blieben dank der Selbständigkeit gewisser tieferer motorischer Zentren bestehen. Von der mehr oder minder großen Ausbildung des Mesostriatums hängt im wesentlichen der Unterschied ab, der nach doppelseitigen Großhirnexstirpationen bei den verschiedenen Vogelarten in bezug auf die zurückbleibenden Körperbewegungen zu bemerken ist. Je geringer die Entwicklung des Mesostriatums und je entwickelter demzufolge die tieferen Zentren sind, um so mehr Bewegungen bleiben nach den vollständigen Exstirpationen zurück.

Nach stärkeren Schädigungen besonders des hinteren Teiles des Mesostriatums kam es nicht zu einer Aufhebung, wohl aber zu einer Herabsetzung der Sensibilität (Druck-, Schmerz-, Berührungsempfindung) in der gegenüberliegenden Körperhälfte. Die Sensibilität zeigte sich nur zum Teil an das Großhirn gebunden. Die Lokalisation der Empfindungen schien dagegen aufgehoben.

Nach der Verletzung des Hyperstriatums, das dem Nucleus caudatus der Säuger zu vergleichen ist, standen die Drehstörungen, besonders die der Umdrehung nach der einen oder anderen Seite, im Vordergrunde. Diese Störungen waren rein sensorischer Natur, während der motorische Teil der Umdrehung vom Mesostriatum abhängig ist. Das Hyperstriatum wird demnach als ein sensomotorisches Zentrum höherer Ordnung aufzufassen sein, das seine sensorischen Impulse von verschiedenen Seiten, besonders vom Mesostriatum und Epistriatum, empfängt. Der Wulst hat wahrscheinlich unterstützende Funktionen.

Das Ektostriatum dient dazu, die mannigfachen, von anderen Hirnteilen ihm zugeleiteten sensorischen Einflüsse zu sammeln und sie dem Hyperstriatum zuzuführen, zu welchem es eine Zwischenstation bildet.

Das Epistriatum steht zum Sehen in Beziehung und ist (durch Vermittlung des gleichseitigen Thalamus) bestimmten Teilen der gegenseitigen Retina zugeordnet.

B. Zweihügel.

Die durch Verletzung (Zerstörung) bezw. elektrische Reizung dieses Hirnteiles gewonnenen Ergebnisse erlauben zurzeit keine einwandsfreie Deutung der Funktionen der Lobi optici der Vögel. Die meisten Autoren stimmen nur darin überein, daß die Zerstörung des einen Hügels den Verlust der Sehkraft des entgegengesetzten Auges zur Folge hat, so daß Bechterew (20) die Zweihügel als „primäres Sehzentrum“ betrachtet. Ferner wurde eine Reihe verschiedenartiger Bewegungsstörungen (Krämpfe, Zwangsstellungen, Zwangsbewegungen) angegeben.

Kschischkowski (101a), der neuerdings zur Untersuchung der Funktionen der Oberflächenschicht der Zweihügel bei Tauben die Methode der lokalisierten chemischen Reizung benutzte, fand, daß diese Nervenelemente auf die Wirkung von Strychnin (und Pikrotoxin) deutlich reagieren, indem sie dann Zuckungen der entgegengesetzten Körpermuskeln auslösen. Der Kopf wird dabei nach der entgegengesetzten Seite gebeugt. Nur bei Anwendung stärkerer bezw. breiterer Reizungen entstehen Muskelkontraktionen in derselben Körperseite, auf der die Reizung stattfand, sowie Manègebewegungen nach derselben Seite. Das Erregungsbild beginnt wenige Sekunden nach Applikation des Reizes und dauert nur einige Minuten. Phenol zeigte sich dagegen unwirksam. Daraus wäre also zu schließen, daß die Nervenelemente des genannten Hirnteiles sensibler (empfänglicher) Natur sind, etwa wie die Zentralelemente der hinteren Hälfte des Rückenmarks (vgl. p. 395 ff.) oder die Nervenelemente der erregbaren Zone der Hirnrinde des Hundes.

C. Kleinhirn.

Die Folgen von galvanokaustisch ausgeführten Zerstörungen des Kleinhirns (wobei das gesamte Volumen des Organs, wenn nicht völlig zerstört, doch mindestens auf $^1/_3$ reduziert worden war) wurden bei Tauben von B. Lange (102) untersucht. Er unterscheidet 1) Symptome, die unmittelbar nach der Operation auftreten und innerhalb der nächsten 24 Stunden zu beobachten sind und 2) die späteren sogenannten Dauersymptome.

Die ersteren bestehen vor allem in der Unfähigkeit, sich in geordneter Weise zu bewegen; ruhiges Stehen ist ab und zu möglich, öfter ein ruhiges Sitzen mit angezogenen Beinen auf flachem Boden. Stehen oder Sitzen auf der Stange ist ganz unmöglich. Die Füße werden nicht um die Stange gelegt und die Beine krampfhaft gestreckt, wobei die Tiere nach irgendeiner Seite fallen. Das Gehen ist unmöglich. Beim Versuch, einen Schritt zu machen, kommt es zur tetanischen Streckung des Beines, und ist die Taube erst auf eine Seite gefallen, so beginnen die heftigsten Bewegungen der Beine, der Flügel und des Kopfes, die gewöhnlich erst nach spontaner Erschöpfung der Tiere ein Ende nehmen. Auch die Fähigkeit zu fliegen ist aufgehoben und der Kopf schwankt bei Bewegungen, die das Tier macht, nach allen Seiten, zeigt aber keine typische Bewegungsebene. Alle diese abnormen Bewegungen treten nicht spontan, sondern nur bei intendierten Bewegungen auf. Bei dieser Sachlage ist es nicht verwunderlich, daß die Tiere nicht imstande sind, selbständig Nahrung zu sich zu nehmen und in den ersten Tagen gefüttert werden müssen. Besonders auffallend ist die Schwierigkeit, die es den Tieren bereitet, den Kopf zum Futter herunterzubücken, was in der schon von Schiff (150) geschilderten Weise geschieht. Es wird der Kopf immer vorwärts bewegt und dann offenbar durch eine unwillkürliche Bewegung wieder rückwärts gezogen, so daß er sich ruckweise dem Futter nähert.

Im Verlauf der nächsten Tage mildern sich die Symptome und nach 14 Tagen bis 3 Wochen sind dieselben so weit stationär geworden, daß man sie als Dauersymptome ansehen kann. Die Tiere haben dann einen eigentümlich unsicheren Gang, ihr Körper schwankt beim

Gehen nach allen Seiten, ein Symptom, welches besonders hervortritt, wenn die Tiere aufgeregt sind und eine etwas schnellere Gangart anschlagen. Besonders auffallend und charakteristisch ist das Auftreten beim Gehen mit den Fußspitzen, d. h. es werden nicht alle vier Zehen auf den Boden aufgesetzt, sondern nur die drei nach vorn gerichteten, während die vierte, nach hinten gerichtete in der Luft bleibt. Aber auch die drei vorderen Zehen berühren den Boden nicht in ganzer Ausdehnung, sondern nur in ihren vordersten Partien. Die Zehen werden nämlich beim Gehen krampfhaft gestreckt. Der Gang ist steifbeinig. Diese Streckung der Beine verhindert die Tauben, auf der Stange zu sitzen, zu einer Zeit, wo die Füße die Stange bereits umfassen. In späterer Zeit läßt diese krampfhafte Streckung nach und die Tiere können dann auf der Stange sitzen.

Die Tauben lernen ziemlich bald nach der Operation fliegen und fliegen schließlich so gut wie normal. Was die Erhaltung des Gleichgewichts betrifft, so kann man keine Störung wahrnehmen. Die Tauben lernen ferner bald wieder trinken und etwas später fressen. Schließlich bleibt meist noch ein geringer Intentionstremor bei den Bewegungen des Kopfes zum Futter bestehen.

II. Die Funktionen des Rückenmarks.

In seiner ersten Versuchsreihe durchschnitt J. Tarchanoff (171) bei Enten das Rückenmark auf der Höhe des 4. oder 5. Halswirbels und setzte zugleich die künstliche Atmung in Gang, die während der ganzen Beobachtungszeit (von höchstens 16—25 Stunden) ununterbrochen fortgeführt wurde.

Nach der Rückenmarksdurchschneidung beginnen die Füße schon von selbst energische und koordinierte Schwimmbewegungen auszuführen. Sie hören zeitweise auf, um später wieder anzufangen. Werden die Füße, während sie in Ruhe sind, gekniffen oder ins Wasser gebracht, so stellen sich die Schwimmbewegungen augenblicklich wieder ein, so daß das Tier imstande ist, im Wasser zu schwimmen wie eine normale Ente. Auch am Schwanze treten Bewegungen auf, indem er bald rechts, bald links gedreht wird; dadurch wird die Schwimmrichtung geändert. Nicht selten sieht man auch, daß diese steuernden Bewegungen in rasch abschüttelnde Bewegungen übergehen, die denjenigen völlig gleichen, welche gesunde Enten mit dem Schwanze ausführen, wenn sie aufs Ufer gelangen und das Wasser von sich abschütteln. Diese Bewegungen können auch dadurch ausgelöst werden, daß man die Schwanzfedern anrührt oder die Schwanzwurzeln zusammendrückt.

Es sind bei solchen Tieren ferner regelmäßige Flugbewegungen zu beobachten, die sich ebenfalls periodisch wiederholen und so energisch sind, daß man die Ente nur mit einem gewissen Kraftaufwand auf der Stelle festhalten kann. Es treten außerdem auch mannigfaltige Kopf- und Halsbewegungen auf.

Solche Enten zeigen sich ferner sehr empfindlich gegen Erschütterungsreize (leises Anklopfen auf den Tisch, Klatschen mit den Händen, Trompetenblasen), auf die sie mit Zusammenfahren der Flügel, der Füße und des Steißes reagieren.

Werden die Tiere auf den Tisch gesetzt, so sind sie nicht imstande, das Gleichgewicht zu behaupten und regelmäßige Geh-

bewegungen mit den Füßen auszuführen. Jede Berührung der Füße mit dem Tische ruft in denselben starke, fast tetanische Muskelkontraktionen hervor, welche denjenigen beim Strychnintetanus ähneln.

Wird ein solches Tier rittlings auf ein schmales Gestell gesetzt, so daß die Füße frei hängen, und dann die eine Extremität gekniffen, so kann dadurch eine Bewegung in dem anderen Fuße ausgelöst werden; zugleich vollführt der Schwanz eine Steuerbewegung, indem er stets nach der gereizten Seite hin gebeugt wird. Außerdem treten Flugbewegungen und Hinneigen des Halses nach der gereizten Extremität auf.

Enthauptete Enten zeigen dieselben Erscheinungen.

Nach Durchschneidung des Rückenmarks dicht über der Lumbalanschwellung treten ebenfalls koordinierte Schwimmbewegungen der Füße und Steuerbewegungen des Schwanzes auf.

Daraus folgerte Tarchanow, daß im Rückenmarke der Ente Koordinationsmechanismen für die Schwimm- und Flugbewegungen vorhanden sind. Da diese Bewegungen scheinbar spontan periodisch auftraten, so glaubte er in seiner ersten Mitteilung dieselben als automatisch deuten zu dürfen, während er sie in der zweiten Mitteilung (173) auf die Reizwirkung der Rückenmarksdurchschneidung zurückführte und mit den nach einseitiger Verletzung verschiedener höheren Zentren auftretenden Zwangsbewegungen, sowie mit den spontanen Bewegungen des Schwanzes einer Eidechse mit tief durchschnittenem Rückenmarke identifizierte.

Nach R. Dubois (59, 60), der im Anschluß an die erwähnten Untersuchungen Tarchanoffs an enthaupteten Enten experimentierte, vermögen diese Tiere ihr Gleichgewicht nicht bloß im Wasser, sondern auch auf der Erde zu behaupten.

J. Singer (163) untersuchte die motorischen Funktionen, welche das von den übrigen Teilen des Zentralnervensystems losgelöste Lendenmark der Taube auszuüben vermag. Im Augenblicke der Abtrennung treten heftige Bewegungen in den Beinen, im Schwanze und in dessen Federn auf. Diese Reizerscheinungen verlieren jedoch in den ersten Tagen nach der Operation etwas an Intensität. Die Tiere liegen dann meist mit nach hinten gestreckten Beinen und bewegen sich mit Hilfe der Flügel und des Schnabels mühsam fort; nimmt man sie in die Hand, so hängen die Beine nur selten ganz schlaff herab, sondern befinden sich in einem meist ungleichen Grad mäßiger Flexion Leichter Druck auf die Zehen bewirkt lebhaftes Zappeln mit den Beinen, Sträuben und Wippen des Schwanzes, worauf die Beine meist eine Zeitlang angezogen bleiben. Oft erfolgt beim Emporheben des Tieres Kotentleerung, welche durch heftiges Zappeln, Schwanzwippen und rhythmische Kontraktionen der Kloakenöffnung eingeleitet und von denselben Erscheinungen gefolgt wird; besonders lebhaft sind die Reflexbewegungen beim Durchpassieren des Kotballens durch die Kloakenöffnung. Die Einführung eines festen Objektes in die Kloake ist wie beim Hunde von rhythmischen Kontraktionen derselben begleitet.

In den folgenden Tagen nehmen die Reflexbewegungen an Lebhaftigkeit ungemein zu. Im Käfig befindet sich der Hinterkörper dieser Tiere selten in Ruhe; die geringste Bewegung derselben genügt, um durch den Kontakt mit dem Stroh des Lagers das heftigste Strampeln mit den Beinen zu veranlassen, so daß, wenn sich die Tiere

mit den Flügeln und dem Schnabel fortbewegen, die Beine sich dabei in der heftigsten Aktion befinden und man fast versucht wäre, an eine unvollkommene Durchschneidung zu denken. Nimmt man das Tier aus dem Käfig und hält es an den Flügeln, so genügen die Fluchtbewegungen des Vordertieres, um an dem Hinterkörper durch die besonders den frei herabhängenden Beinen mitgeteilten Bewegungen einen wahren Sturm von Reflexen auszulösen. Ebenso reagiert den Hinterkörper heftig auf Druck der Zehen sowie der Bauchhaut.

Noch bevor aber diese Steigerung der Reflexerregbarkeit eingetreten ist, beobachtet man oft folgendes: Uebt man auf die Zehen oder auf das Kniegelenk, z. B. des linken Fußes einen mäßigen Druck aus, so wird derselbe flektiert und im Gefieder versteckt, während der rechte gleichzeitig aktiv vollständig gestreckt wird. Drückt man nun die Zehen des rechten Fußes, so wird dieser flektiert und gleichzeitig der linke gestreckt usw. Wenn die Reflexerregbarkeit weiter zugenommen hat, die Tiere emporgehoben werden und die dabei eventuell hervorgerufenen Reflexbewegungen sich beruhigt haben, so bleiben die herabhängenden Füße in rascher rhythmischer Bewegung, und zwar so, daß in rascher Folge, bis einhundertundzwanzig Mal in der Minute, der eine Fuß kräftig gebeugt, der andere gleichzeitig gestreckt wird. Die Regelmäßigkeit der Bewegungen wird nur manchmal dadurch unterbrochen, daß die einander streifenden Zehen Anstoß zu unregelmäßigeren heftigeren Reflexen geben. (Starke Reize bewirken immer heftige unregelmäßige Reflexe.) Die einzige Hemmungserscheinung, die SINGER dabei beobachten konnte, ist folgende: Wenn man dem in rhythmischem Strampeln befindlichen Fuße den Finger so nähert, daß im Momente der vollständigen Streckung die Sohle denselben berührt, so steht das Bein sofort still, während das andere, zwar in geringerer Intensität und etwas unregelmäßiger als sonst, aber doch unbehindert seine Bewegungen fortsetzt.

Die ersteren Bewegungen der Beine werden von SINGER als antagonistische Reflexe betrachtet, die vom Muskelgefühl ausgelöst werden und in direkter Beziehung zu den normalen Gehbewegungen der Taube stehen. Man sieht leicht (schreibt er), daß man es hier mit einem im Lendenmark lokalisierten Bewegungskomplex zu tun hat, der nur einer einfachen Innervation vom Großhirn des intakten Tieres bedarf, um mechanisch abzulaufen.

Eine Analogie (bemerkt er weiter) für die bei diesen Bewegungen durch verschieden gestaltete sensible Reize ausgelösten rhythmischen Reflexe finden wir vielleicht in den von HERING und BREUER nachgewiesenen Einfluß der Reizung der pulmonalen Vagusenden beim Spannungswechsel des Lungengewebes auf die Respirationsbewegungen.

Ferner hebt SINGER den Umstand hervor, daß hierzu nur schwache Reize notwendig sind, während starke Reize nur unregelmäßige Bewegungen zur Folge haben. „Es steht dies in bester Uebereinstimmung mit den von LUCHSINGER (110, 111, vgl. oben p. 393) für die Trabreflexe ermittelten Tatsachen. Auch hier am frisch dekapitierten Tier gelingt es nur durch milde Reize, passive Bewegung, sanftes Reiben, schwache elektrische Reizung der Nerven die regelmäßigen ‚Gewohnheitsreflexe‘ auszulösen, während stärkere Reize nur die seit langer Zeit bekannten ‚pathischen‘ Reflexe hervorrufen.“

SINGER konnte ferner noch andersartige Reflexe der Beine, des Schwanzes und der Steuerfedern feststellen, die durch passive

Drehungen um die Querachse des Tierkörpers ausgelöst werden. Dreht man eine solche Taube, deren Beine sich in Ruhe befinden, rasch aus der gewöhnlichen Lage in die horizontale Rückenlage, so werden dabei die Beine sofort kräftig gestreckt und die Zehen gespreizt; bei der Mehrzahl der Tiere erfolgt dann in der Rückenlage durch einige Zeit fortgesetztes rhythmisches Strampeln, welches aufhört, wenn das Tier in Vertikalstellung zurückgebracht wird.

Wenn man die Taube so in der Hand hält, daß der Rücken nach oben sieht, der Kopf aber höher steht als der Schwanz, und dieselbe nun ruckweise der horizontalen Rückenlage nähert, so tritt bei jeder solchen einzelnen Bewegung kräftiges fächerförmiges Spreizen der Steuerfedern des Schwanzes ein. Dreht man die Taube langsam und stetig um 90° in die Rückenlage, so erfolgt der Reflex ebenfalls. Dreht man das Tier wieder zurück, so daß am Ende der Drehung der Rücken nach oben zu liegen kommt, so erfolgt kein Spreizen der Steuerfedern, sondern nur eine kurze wippende Bewegung des Schwanzes nach oben. Hält man das Tier horizontal mit dem Rücken nach oben und dreht es rasch um einige Grade, so daß am Ende der Bewegung der Kopf tiefer steht als der Schwanz, so bleiben die Steuerfedern ganz ruhig, dreht man jedoch das Tier aus der schwach (mit dem Kopf nach abwärts) geneigten Lage wieder in die Horizontallage zurück, so erfolgt sofort das zuckungsartige Spreizen der Steuerfedern des Schwanzes. Bringt man die Taube ziemlich rasch aus einer um 45° geneigten Lage (Kopf nach unten) in Vertikalstellung (Kopf nach unten), so tritt Spreizen der Steuerfedern erst dann ein, wenn die Bewegung des ganzen Tieres sistiert wird; dreht man umgekehrt, so erfolgt abermals Spreizen der Steuerfedern, diesmal aber sofort beim Beginn der Bewegung.

Eine befriedigende Erklärung dieser Reflexe fand Singer nicht. Da er sich überzeugte, daß weder der Luftdruck noch die passive Bewegung der Steuerfedern die Auslösungsreize darstellen, so bliebe nach ihm nur übrig, anzunehmen, daß es Lageveränderungen der Eingeweide sind, welche den Ausgangspunkt der Erregung bilden, wenn man nicht die gewagte Annahme machen will, daß das Rückenmark direkt von der Lageveränderung als solcher beeinflußt werde.

Eine Fortsetzung dieser Untersuchungen Singers bilden die neueren Beobachtungen von S. Baglioni und E. Matteucci (19) und A. Clementi (49).

a) Reflexe, die bei Reizung der Fußhaut auftreten.

Aehnlich wie beim Rückenmarksfrosch werden schädliche Reize (Stechen oder Zwicken) der Plantahaut mit aktiver Entfernung des Fußes (Flexion des Beines), Berührung oder sanftes Drücken mit einem stumpfen Gegenstand dagegen mit einer tonischen Extension des Beines beantwortet (vgl. die Beobachtung von Tarchanoff).

Andere gleichzeitig einwirkende Reize vermögen diesen Reflex entweder zu hemmen oder zu fördern. Der tonische Extensionsreflex wird z. B. durch das Zusammenwirken mit einem schmerzhaften Reize sofort gehemmt und in den Flexionsreflex umgewandelt. Der Extensionsreflex des einen Beines wird dagegen verstärkt, wenn ein solcher gleichzeitig in dem anderen Bein ausgelöst wird.

Die peripheren Sinnesorgane, deren Erregung den Extensions-

reflex hervorruft, liegen in der Haut der Planta, denn Kokainisierung dieser Gegend macht den adäquaten Reiz unwirksam.

b) Reflexe, die durch einem Bein erteilte passive Lageänderungen ausgelöst werden.

Passive Streckung des einen Beines bewirkt, wie SINGER beschrieben hat, das reflektorische Anziehen des anderen Beines, wobei die Zehen sich plantarwärts beugen und der Schwanz sich abwärts und seitlich gegen das passiv bewegte Bein flektiert, und umgekehrt. Mitunter wird jedoch die in regelmäßigem Rhythmus ablaufende Reihe dieser antagonistischen Reflexe durch eine Anzahl rascherer Beugungen und Streckungen des reagierenden Beines unterbrochen, die nicht mehr mit den passiven Bewegungen des anderen Beines zusammenfallen, worauf unter Aufhebung der Reflexe Zurückziehen des Beines und Plantarbeugung der Zehen folgen. Sucht man die passive Lageänderung möglichst auf die einzelnen Beingelenke zu beschränken, so findet man, daß das Hinaufschieben des Femurkopfes, bezw. das Herunterziehen des Oberschenkels die geringste passive Bewegung darstellt, die noch die antagonistischen Reflexe des anderen Beines hervorzurufen vermag.

Diese antagonistischen Reflexe werden gehemmt, wenn gleichzeitig der tonische Extensionsreflex in dem reagierenden Bein ausgelöst wird. Sie werden auch gehemmt, wenn auf dasselbe Bein schmerzhafte Reize appliziert werden.

Die Sinnesorgane, deren Erregung die antagonistischen Reflexe auslöst, scheinen nicht in der Haut der Planta zu liegen, denn Kokainisierung dieser Hautgegend (beim passiv bewegten Bein) stört den Ablauf der Reflexe nicht.

c) Reflexe, die durch dem Schwanze erteilte passive Lageänderungen ausgelöst werden.

Passive Bewegung des Schwanzes nach abwärts bewirkt eine aktive Streckung beider Beine, welche zitternd in dieser Lage verharren, solange der Schwanz flektiert wird; Beugung des Schwanzes nach aufwärts löst umgekehrt aktive Beugung der Beine aus. (Solche passive Bewegungen des Schwanzes rufen ferner kräftige Kloakenreflexe hervor.)

Die dabei auftretende Beugung der Beine erfolgt nicht, wenn an ihnen zugleich der tonische Extensionsreflex ausgelöst wird. Die aktive Streckung der Beine wird andererseits gehemmt, wenn sie oder auch nur das eine Bein, gleichzeitig mit der passiven Schwanzbeugung nach abwärts, gezwickt wird.

d) Korrektion abnormer Beinlagen und künstlich ausgelöste Gehbewegungen.

Wenn das Vordertier so gehalten wird, daß die Füße auf einer festen Unterlage aufruhen, so wird in der Mehrzahl der Fälle jede den Beinen erteilte abnorme Stellung sofort dahin korrigiert, daß die Planta, ebenso wie bei der gesunden Taube, in Berührung mit der Unterlage steht. Wird nun das Tier nach vorn eine Strecke weit so geschoben, daß die Plantae auf der Unterlage gleiten, so treten dabei ganz deutlich koordinierte Gehbewegungen derselben auf, die denjenigen eines gesunden Tieres völlig gleichen.

e) Reflexe, die durch passive Lageänderungen des Gesamtkörpers ausgelöst werden.

Wird das in der Rückenlage mit dem Bauch nach oben gehaltene Tier um seine Längsachse gedreht, so reagiert das Bein, welches der Seite, nach welcher die Drehung erfolgt, gegenüberliegt, zunächst mit einer kräftigen raschen Streckung, worauf eine ebenso rasche kräftige Beugung desselben erfolgt. Wird das ebenfalls in der Rückenlage gehaltene Tier um seine Querachse so gedreht, daß der Kopf gesenkt wird, so werden beide Beine zunächst rasch aktiv gestreckt, um dann rasch flektiert zu werden. Dies geschieht, bis das Tier in die wagerechte Lage mit dem Rücken nach oben gelangt. Von dieser Lage bis zur Drehung in die Vertikallage mit dem Kopf nach oben erfolgen die Reflexe nicht mehr, um dann nach Ueberwindung letzterer Stellung wieder aufzutreten.

Obige Reflexe der Beine werden sämtlich gehemmt, wenn zugleich der tonische Extensionsreflex ausgelöst wird.

Wird das Tier an den Flügeln gehalten, und ihm passive Schaukelbewegungen erteilt, so erweitern sich die Schwanzfedern fächerförmig, während der Schwanz sich rückwärts beugt, so oft das Hintertier höher kommt, als das Vordertier. Entgegengesetzte Bewegungen treten auf, wenn das Vordertier höher steht.

f) Kompensationserscheinungen.

Eine der wichtigsten Ausfallserscheinungen bei der Taube mit durchschnittenem Rückenmark besteht in der Unmöglichkeit, sich aufzurichten und auf den Beinen zu stehen. Das Tier sucht jedoch diesen Ausfall durch geeignete Bewegungen der Flügel auszugleichen, die fächerförmig gespreizt auf dem Boden oder am Drahtgitter des Käfigs angelegt, dem Tierkörper eine genügende Stütze bieten. Mittels geeigneter Bewegungen der Flügel sucht das Tier sich auch auf dem Boden zu bewegen (vgl. Singer).

Nach A. Clementi (50), der hauptsächlich den Reflexen der Steuerfedern die Aufmerksamkeit zuwandte, löst die mechanische Reizung der Haut, welche die Bürzeldrüse bedeckt, horizontale Bewegungen des Schwanzes und der Steuerfedern aus, die dabei fächerförmig ausgebreitet werden. Wird der Reiz einseitig appliziert, so reagiert die Taube entweder bloß mit einem Ausbreiten der Steuerfedern derselben Seite nach außen oder mit einer Bewegung des ganzen Schwanzes nach der entgegengesetzten Seite. Möglicherweise stehen diese Reflexe mit dem Geschlechtsleben in Beziehung.

Wenn in Rückenlage ein Oberschenkel passiv nach außen verlagert wird, so wird das andere Bein tonisch ausgestreckt, der Schwanz nach dem passiv bewegten Bein gewendet und die Steuerfedern der gleichen Seite ausgebreitet. Wenn nun beide Beine zugleich (oder nur das eine Bein) passiv flektiert werden, so wird der Schwanz nach dem Bauch gebeugt, während sämtliche Steuerfedern in einen Zustand mäßiger Ausbreitung geraten.

Beim gesunden Tier tritt derselbe Reflex auf, wenn der Schwerpunkt des Körpers nach dem Schwanz zu verlagert wird. Die besondere Stellung der sich dabei zur Verhütung eines Hinfallens nach hinten beugenden Beine erzeugt in den Gelenkflächen die adäquate Sinneserregung für die Auslösung des genannten Reflexes der Steuer-

federn, der somit in die Kategorie der Reflexbewegungen zur Erhaltung des Körpergleichgewichtes gehört.

Druckreize auf der Haut des Unter- und Oberschenkels der einen Seite werden bei Bauchlage der Taube mit einer raschen Beugung des Schwanzes nach abwärts und seitwärts (nach der Reizseite) beantwortet, während sich die Schwanzfedern der gleichen Seite asymmetrisch ausbreiten.

Auf die Rückenfläche des Schwanzgelenkes applizierte Druckreize lösen eine brüske Hebung des Schwanzes aus, die manchmal von einer leichten Spreizung der Steuerfedern begleitet wird.

Leichte Druckreize auf der zwischen beiden Oberschenkeln befindlichen Bauchhaut lösen ein heftiges andauerndes Zappeln der Beine aus, während zugleich der Schwanz nach dem Bauch gebeugt, und die Steuerfedern gespreizt werden.

Durch eine eingehende Analyse der Bedingungen, welche die Spreizung der Steuerfedern bei passiver Drehung des Tierkörpers um seine Querachse bewirken, stellte Clementi fest, daß dieser Reflex nur dann unbedingt auftritt, wenn der Schwanz irgendwie passiv gegen den Rücken flektiert wird. Im Schwanzgelenke entsteht in diesem Falle eine bestimmte Sinneserregung, die die Ausbreitung der Steuerfedern reflektorisch auslöst. Beim gesunden Tier findet eine derartige Neigung des Schwanzes nach dem Rücken statt, wenn der Schwerpunkt brüsk nach vorn verlagert wird. Die dadurch ausgelöste Spreizung der Steuerfedern wirkt durch den Luftwiderstand dem Fallen des Körpers nach vorn entgegen. Auch dieser Reflex gehört also in die Kategorie der Schutzreflexe, die zur Erhaltung der normalen Körperlage in der Luft beitragen.

Auch bei den passiven Drehungen des Tierkörpers um die Längsachse sind es die Sinneserregungen, die in dem Schwanzgelenke infolge der passiven Verlagerungen des Schwanzes entstehen, welche die dabei auftretenden Bewegungen der Beine reflektorisch auslösen. Diese Bewegungen bestehen nicht nur in einer Streckung bezw. Beugung des Beines der Seite, welche derjenigen, nach welcher die Drehung erfolgt, gegenüberliegt, sondern es tritt auch eine dauernde tonische Streckung des anderen Beines auf. Auch diese Reflexe gehören in die Kategorie der Schutzreflexe, welche das Seitwärtsfallen des Körpers hindern.

Wird schließlich der Schwanz wiederholt passiv nach abwärts gedrückt, so beobachtet man eine tonische Streckung des Schwanzes, die den folgenden passiven Bewegungen einen Widerstand bietet.

Das Lendenmark der Taube enthält also eine große Anzahl selbständiger Reflexmechanismen, die nicht nur beim Gehen und Stehen, sondern auch zur Erhaltung der normalen Körperlage in der Luft zusammenwirken.

Spontane rhythmische Bewegungen der Hinterbeine, des Hinterkörpers und der Flügel (Flugbewegungen) hat neuerdings Graham Brown (85) bei Tauben während der Narkose beobachtet.

W. Trendelenburg (174—175) untersuchte die Bewegungsstörungen, welche bei Tauben nach Durchschneidung der hinteren Rückenmarkswurzeln auftreten. Die fundamentale Bedeutung, welche die afferenten Bahnen für den normalen Ablauf der Reflexe und Bewegungen besitzen, tritt auch hier auf das deutlichste hervor. So ist nach doppelseitiger Durchschneidung der Hinterwurzeln der Flügel

das Flugvermögen der Tiere dauernd aufgehoben und nach doppelseitiger Durchschneidung der Hinterwurzeln der Beine sind die Tiere dauernd unfähig sich auf den Beinen zu halten. Nach einseitiger Durchschneidung der Hinterwurzeln ist jedoch ein wesentlicher Unterschied in dem Verhalten des sensibel gelähmten Flügels und Beines zu beobachten. Während nämlich die einseitige Durchschneidung der Flügelwurzeln das normale Flugvermögen in keiner Weise behindert und nur bei gewissen Reflexen eine Andeutung von Dysmetrie (übermäßiges Heben des Flügels) wahrnehmen läßt, hat die einseitige Durchschneidung der Beinwurzeln hochgradige Ataxie zur Folge, die anfänglich Stehen und Gehen sogar unmöglich macht; erst allmählich lernt das Tier seine Extremität wieder gebrauchen, deren gestörte Innervation jedoch dauernd besonders beim Gehen durch ein abnorm starkes Hochheben des Beines, analog dem von H. E. Hering (vgl. oben p. 397) beim Frosch beschriebenen „Hebephänomen" deutlich gekennzeichnet wird. Der Grund für dieses verschiedene Verhalten des Flügels und des Beines liegt darin, daß die Flügel für gewöhnlich gleichzeitig innerviert werden, weshalb die sensible Innervation einer Seite zur Regulation der Bewegungen beider Flügel ausreicht, während bei den alternierend in Aktion tretenden Beinen jedes einen gesonderten Regulationsmechanismus besitzt.

Einen weiteren Unterschied im Verhalten der Flügel und der Beine glaubte Trendelenburg darin gefunden zu haben, daß nach beiderseitiger Beinoperation der Tonus der Beinmuskeln verloren geht, die Flügel hingegen nach beiderseitiger Durchschneidung ihrer Hinterwurzeln eine annähernd normale Haltung beibehalten, auch dann, wenn diese Operation mit der Ausschaltung des Großhirns oder des Ohrlabyrinthes verbunden wird. Daraus folgerte Trendelenburg, daß der Tonus der Flügelmuskeln im Gegensatz zu allen anderen bisher bekannten Arten von Muskeltonus nicht reflektorisch im Flügel ausgelöst wird. Demgegenüber beobachtete Baglioni (14), daß sich der sensibel gelähmte Flügel zum Teil doch anders verhält, als der völlig normale, indem er der passiven Ausbreitung keinen aktiven Widerstand mehr entgegensetzt. Daß derselbe beim Stehen und Gehen nicht herunterfällt, glaubt Baglioni dadurch erklären zu dürfen, daß die von den verschiedenen Rückenmarkszentren ausgehenden Impulse, die das Aufstehen und die Lokomotion bewirken, bei den Vorderextremitäten (Flügeln) der Vögel einfach eine aktive Dauerbeugung auslösen, die den Zweck hat, die Flügel höher am Körper und weit vom Boden zu halten. Der Einwand, den Trendelenburg (176—177) gegen diese Annahme erhob, daß nämlich Tauben, denen man die Beine zusammenbindet, in einer forcierten Bauchlage gehalten, noch den anästhetischen Flügel zu heben vermögen, erscheint belanglos, da der Ursprung der zentralen Impulse für das Stehen und Gehen von niemand in die Beine verlegt wird.

III. Die Innervation des Magendarmrohres.

Ueber die Innervation der Muskulatur des Darmrohres der Vögel liegen Untersuchungen von Zander (190), M. Doyon (57), G. Rossi (141) und E. Mangold (113, 114) vor.

Nach G. Rossi (141) äußert die künstliche Reizung des Vagus bei Hühnern eine deutliche Wirkung auf die Bewegungen des Kropfes

nur in seinen zwei unteren Teilen. Die Wirkung kann eine erregende oder eine hemmende sein, je nach den jeweiligen Funktionsbedingungen, unter denen sich das Organ befindet. Sie wirkt erregend, wenn es im Ruhezustande war, dagegen hemmend, wenn es in Tätigkeit war. Nach beiderseitiger Vagusdurchschneidung hören die spontanen Bewegungen ebenfalls nur in den unteren Kropfteilen auf.

Die Reizung des Vagus sowie die des Sympathicus übt dieselbe Wirkung auf die Magenmuskulatur aus; es sind Erregungserscheinungen zu beobachten, wenn der Magen sich im Ruhezustand befand, Hemmungserscheinungen dagegen, wenn das Organ in Tätigkeit war. Die Vagusdurchschneidung bewirkt keinen absoluten Stillstand, sondern nur eine Verlangsamung der Eigenbewegungen des Magens.

E. Mangold gelangte bei Hennen zu folgenden Ergebnissen.

Durchschneidung eines Vagus verlangsamt den Rhythmus der Magenbewegungen bedeutend, doch erreicht derselbe in 2—3 Tagen wieder die Norm. Durchschneidung beider Vagi hat eine starke Verlangsamung des Rhythmus zur Folge, welche sich nicht wieder ausgleicht.

Auch nach beiderseitiger Vagusdurchschneidung ist der Muskelmagen noch rhythmischer Kontraktionen fähig.

Die Vagi führen erregende und hemmende Fasern für den Muskelmagen, wie aus den Reizungsversuchen hervorgeht. Reizung eines unverletzten Vagus wirkt meist hemmend auf die Magenbewegungen. Periphere Vagusreizung wirkt meist erregend. Zentrale Vagusreizung hat bei erhaltenem zweiten Vagus stets Hemmung zur Folge, nach beiderseitiger Vagotomie bleibt meist eine Wirkung aus.

Mechanische Reizung des Bauchfelles, wie mechanische Reizung des entkapselten Magens, ebenso Reizung desselben durch die Bauchdecken hindurch oder starke Reizung der Innenfläche des Magens wirkt hemmend auf die Magenbewegungen.

Bei Nebelkrähen und Dohlen (114) besitzen die Nervi vagi einen frequenzsteigernden, tonuserhöhenden wie auch einen hemmenden Einfluß auf die Magenbewegung. In erster Linie tritt normalerweise die akzeleratorische Wirkung hervor.

Periphere Vagusreizung hat nach kurzer Hemmung eine Erregung der Magenbewegungen mit Frequenzsteigerung und meist auch Tonuserhöhung zur Folge. Zentrale Vagusreizung bewirkt, auch nach Durchschneidung beider Vagi, Hemmung.

Ueber die sympathische Innervation der Federmuskeln hat Langley (103) im Anschluß an seine grundlegenden Untersuchungen über die Eigenschaften des sympathischen (autonomen) Nervensystems Versuche angestellt. Unter anderem fand er, daß die diesbezüglichen Nervenfasern ausnahmslos markhaltig sind, im Gegensatz zu der sonst für die übrigen Tiere allgemein gültigen Regel, daß die vom Sympathicusganglion stammenden Nervenfasern marklos sind. Die bekannte elektive Nikotinwirkung äußert sich hier ausschließlich in Erregungserscheinungen.

Fünfter Teil: Säugetiere.

Die grundlegenden Ergebnisse der zahlreichen physiologischen Untersuchungen über die Funktionen der Gehirn- und Rückenmarkszentren der üblichen Versuchssäugetiere (namentlich des Hundes und des Affen) finden ihre Darstellung in den gewöhnlichen Handbüchern der Physiologie des Menschen, auf die wir die Leser diesbezüglich verweisen müssen. Außer den bekannteren Handbüchern der Physiologie verdienen noch die zusammenfassenden neueren Werke von J. Soury (165), Bechterew (20) und Lewandowsky (106) erwähnt zu werden. In all diesen Werken findet man auch die ausführliche Darstellung der Physiologie des sympathischen Nervensystems der Säugetiere. Im folgenden beschränken wir uns auf die Erörterung einiger Punkte, welche für die vergleichende Physiologie von Interesse sein dürften und in den üblichen Handbüchern meist nicht die genügende Beachtung finden.

I. Fledermäuse.

An *Vesperugo noctula* stellte L. Merzbacher (121—123) eine Reihe von Untersuchungen an, mit der Absicht, vor allem die Aenderungen festzustellen, die in den Funktionen des Nervensystems während des Winterschlafes auftreten. Von den peripheren Nerven untersuchte er (122) die Folgen der Reizung und der Durchschneidung des Vagus und des Ischiadicus. Er fand unter anderem, daß beim Warmtier der durchschnittene Ischiadicus nach 3 Tagen anatomisch wie funktionell weitgehendste Degeneration zeigt, während der Kalttiernerv noch nach 3 Wochen intakte Leitungsgeschwindigkeit bei wohlerhaltenen Markscheiden aufweist.

Hinsichtlich der Zentrenfunktionen kann man die Vorgänge während des Winterschlafes und beim Erwachen aus demselben in vier gut charakterisierte Abschnitte einteilen, nämlich:

I. Stadium, oder Stadium der Rigidität, charakterisiert durch das Vorwiegen der Rückenmarksreflexe;

II. Stadium, oder Stadium des Anhaftreflexes, charakterisiert durch das Vorwiegen des Medulla-oblongata-Reflexes;

III. Stadium, oder Stadium der einsetzenden Großhirntätigkeit, charakterisiert durch das Abklingen der subkortikalen Reflexe;

IV. Stadium, oder Stadium der durch das Großhirn gehemmten subkortikalen Reflexe, in dem das Tier vollkommen erwacht und die Großhirntätigkeit das Tier beherrscht.

Das erste Stadium, welches durch sehr niedrige Temperaturen (zwischen + 5 und — 5 ° C) bedingt wird, ist gekennzeichnet durch abnorm geringe Atemfrequenz, Muskelstarre und Trägheit der Reaktion, indem Reize nach sehr langer Reaktionszeit mit äußerst langsamen Bewegungen beantwortet werden. Diese Reflexbewegungen bieten sehr viele Analogien mit denjenigen winterschlafender Tiere, denen durch einen Scherenschnitt der Kopf unterhalb der Med. obl. vom Rumpf getrennt wurde (an warmen wachen Tieren sind gleich nach der Dekapitation absolut keine Reflexbewegungen mehr auszulösen). Drückt man z. B. einem Tiere, das sich im Stadium der Rigidität befindet, mit sanfter Gewalt die eine Hinterpfote, so sieht man, wie

diese unter den Leib geschoben wird, ohne daß die übrigen Extremitäten in Bewegung geraten; ebenso wird der gereizte Flügel unter die Brust geschoben. Drückt man stärker — am besten bei Rückenlage des Tieres — so beugt sich die gereizte Extremität, während die gegenüberliegende in extreme Streckstellung gerät; noch stärkerer Druck löst alternierende Streck- und Beugebewegungen der beiden Extremitäten aus, während stärkere Reize auch noch die übrigen beiden Extremitäten, sowie Schwanz und Kopf zur Mitbewegung veranlassen können. Das Maul wird aufgerissen und einige eigentümlich hohe Laute ausgestoßen. (Auch der vom Rumpfe getrennte Kopf eines Kalttieres zeigt übrigens noch 15 Minuten lang nach der Dekapitation ähnliche Bewegungen des Maules und der Zunge.)

Das zweite Stadium, welches durch die gewöhnlichen Wintertemperaturen bedingt wird, ist durch die Prävalenz des Anhaftreflexes charakterisiert, der im ersten Stadium nur spurweise vorhanden ist. „Der Anhaftreflex ist ein dem Winterschlafe angepaßter Reaktionsmodus, der das Tier in den Stand setzt, die einmal angenommene Hängelage im Verlaufe des ganzen Winterschlafes zu behaupten. Um den Reflex zu Gesicht zu bekommen, entzieht man dem Tiere, indem man es auf den Rücken legt oder auf eine glatte Scheibe (etwa eine Glasscheibe) setzt, die Unterlage, an der die spitzen, scharfen Krallen der Hinterextremitäten festgehakt zu werden pflegen. Man sieht dann das Hintertier in starke Unruhe geraten, die Hinterextremitäten beginnen sich zu beugen und zu strecken, in vorsichtigen tastenden Bewegungen gewissermaßen das Terrain absuchend, die Zehen werden abwechselnd gespreizt und angezogen, flektiert und extendiert. Die Unruhe hält so lange an, bis man den so auf die Suche gehenden Extremitäten eine rauhe oder kantige Fläche bietet; sofort haken sich die Krallen ein, oder der Gegenstand wird von den Zehen umfaßt, falls er die geeignete Größe besitzt. Das Tier zieht sich sodann meist durch Flexion in allen Gelenken der Hinterbeine heran, und zwar so, daß der Kopf nach unten zu hängen oder wenigstens tiefer als das Hintertier zu liegen kommt. Sobald die Krallen sich festgehakt haben, oft auch ohne folgende Flexionsbewegungen der Unter- und Oberschenkel, bleibt das Tier vollkommen regungslos liegen, um wieder sofort in lebhafte Bewegung zu geraten, wenn man den Hinterextremitäten ihre Anhaftflächen entzieht.“

Das Zentrum des Reflexes liegt in der Medulla oblongata. Denn der Reflex ist in seiner vollkommensten Ausbildung nach Entfernung des Groß- und Mittelhirns zu beobachten; die Abtragung des Kleinhirns läßt den Reflex intakt, während dekapitierte Tiere ohne Medulla obl. ihn nicht mehr zeigen.

Im dritten Stadium, welches durch allmähliche Erwärmung des Tieres herbeigeführt wird, verliert der Anhaftreflex allmählich an Lebhaftigkeit, die Bewegungen des auf den Rücken gelegten Tieres sind mehr zappelnd als suchend und zeigen bereits zum Teil die Tendenz, die Rückenlage in die Bauchlage (Umdrehreflex) zu verwandeln; der dargebotene Finger wird erfaßt, doch gelingt es nicht immer, das Tier an demselben heranzuziehen; drückt man die eine Extremität, so wird sie nicht mehr mit maschinenmäßiger Sicherheit an den Leib gezogen, sondern häufig wendet das Tier den Kopf mit drohend aufgerissenem Maule gegen die insultierte Seite, die

Augen sind geöffnet und stark prominierend; der Kopf bewegt sich nach links und rechts, als würde sich das Tier umsehen; die Zunge leckt die Schnauze, ab und zu erfolgen Kratzbewegungen, spastische Streckungen der Flügel. Eine geordnete Lokomotion ist noch nicht vorhanden, und selbst wenn man sich dem Tiere nähert oder es berührt, bleibt es ruhig an seinem Platze. Ein neuer Reflex ist jetzt zu beobachten: der Zwitscherreflex. Aehnlich wie beim Meerschweinchen „schreckt" das Tier zuerst lebhaft zusammen und bewegt die Ohren, wenn man durch Aspiration der Luft zwischen den geschlossenen Lippen zwitschernde Laute erzeugt. (Abtragung des Groß- und Mittelhirns vernichtet den Reflex.)

Die unmittelbare Vorstufe zum völligen Wachsein ist dadurch charakterisiert, daß der größte Teil der Reflexe, vor allem jene niederen, die in den tieferen Stadien des Winterschlafes hervortraten, die einfachen Rückenmarksreflexe und die Medulla-oblongata-Reflexe, sukzessiv unterdrückt werden. Diese Tatsache ist auf die Vorherrschaft des Großhirns zurückzuführen: legt man jetzt in dem vierten Stadium — dem Stadium der vollkommenen Hemmung der Reflexe — das Tier auf den Rücken, so gibt es sich nicht mehr mit Tasten und Suchen nach einer Anhaftfläche ab, sondern macht sofort energische Bewegungen, um durch Anstemmen von Kopf, Beinen und Flügeln gegen die Unterlage eine Lagekorrektion herbeizuführen. Erfaßt man das Tier bei einer Hinterextremität, so krallen sich die Zehen nicht mehr in den Finger, sondern das Tier sucht sich den Fingern zu entwinden. Drückt man eine Extremität, so wird sie nicht mehr an den Leib gezogen, sondern das Tier überläßt sie eine Zeit lang dem Reize, um dann plötzlich fauchend zu versuchen, den reizenden Gegenstand mit den Zähnen zu erfassen. Auch die Lokomotion (sowohl die Geh- wie die Flugbewegungen) erfolgt jetzt koordiniert.

L. Merzbacher untersuchte ferner die Funktionen der einzelnen Partien des Zentralnervensystems mit Hilfe der Abtragungs- wie der Reizungsmethode. Die Fledermaus eignet sich ganz besonders für derartige Untersuchungen. Nach Abtragung des Rhinencephalon zeigt das Tier keine Funktionsstörung; Flugbewegungen und Nahrungsaufnahme erfolgen in normaler Weise. Die Ergebnisse der elektrischen, mechanischen und chemischen (Auftragen von Kreatin) Reizung, sowie diejenigen der Exstirpation der Großhirnhemisphären weisen übereinstimmend darauf hin, daß in der Großhirnrinde der Fledermäuse nicht jener Typus sensomotorischer Rindenfelder zu finden ist, der an anderen Säugetieren (Hund, Kaninchen, Meerschweinchen) festgestellt wurde. Denn die erwähnten künstlichen Reize bewirken keine Bewegungen, und die Zerstörung der Hemisphäre (durch das Glüheisen) ruft keine Lähmungserscheinungen hervor. Die Natur der Rindenfelder dieser Tiere erinnert vielmehr sehr an die der Vögel (vgl. p. 424), wo eine strengere Differenzierung fehlt und nur ein diffuser Zusammenhang zwischen Hemisphäre und Bewegungsapparat vorhanden ist.

Verletzungen der Vierhügel ergaben ebenfalls keine sichtbare Störung.

Nach Abtragung des Groß- und Mittelhirns, die die Tiere nicht lange (höchstens 10 Tage) überlebten, waren die Bewegungsäußerungen rein reflektorischer Natur. Auch während des Wachzustandes tritt dann der oben geschilderte Anhaftreflex in

seiner vollkommensten Ausbildung auf. Auch die Flügel können sich an dem Anhaftreflex beteiligen. Man sieht den Daumen der Vorderextremität in langsamen zitternden Bewegungen das Terrain abtasten. Gerät ein Flügel an den Rand des Tisches oder an den Rand der Schachtel, in der das Tier gehalten wird, so wird er dort festgestemmt und zieht das ganze Tier nach.

Die Abtragung des stark entwickelten Kleinhirns überlebten die Tiere längere Zeit (bis $2^1/_2$ Monate). Sie zeigten eine starke Tendenz, sich nach rückwärts zu bewegen. Auch Roll- und Uhrzeigerbewegungen wurden nach asymmetrischen Läsionen beobachtet. Die Extremitäten zeigten eine gewisse Rigidität, so daß der Gang eigentümlich spastisch und unbeholfen erschien („Stelzengang“); es zeigte sich ferner eine Neigung zum Seitwärtsfallen, die den Gang taumelnd und schwankend gestaltet. Auch machte sich häufig Tremor bemerkbar. Aus der Rückenlage drehten sich die Tiere sehr unbeholfen um. Das Gesamtbild der Symptome entsprach also vollkommen der bekannten Schilderung der Kleinhirnataxie (bei Hunden und Affen) von LUCIANI.

Außerdem sah MERZBACHER nach totaler Kleinhirnexstirpation die Fledermäuse niemals fliegen; nach tiefgehender Verletzung des Wurmes konnten sie wohl flattern, der Flug aber war schwerfällig (er konnte das Tier wenige Zentimeter über den Boden erheben) und nach rückwärts gerichtet. Dieses Verhalten ist demjenigen der Vögel ähnlich. Die bedeutende Ausbildung des Kleinhirns könnte somit mit der spezifischen Funktion des Fliegens in Zusammenhang gebracht werden.

Erwähnenswerte Ergebnisse erhielt MERZBACHER schließlich bei Versuchen mit chemischer Reizung der Medulla oblongata, bei denen er nach Entfernung des Kleinhirns eine kleine Menge Kreatin auf diese Gegend brachte. Fünf Minuten danach stellten sich allgemeine tonisch-klonische Streckkrämpfe ein, die ganz den Charakter von Strychninkrämpfen trugen. Der Anfall dauerte nur wenige Sekunden, danach zeigte das Tier die eigentümlichen Bewegungen des kleinhirnlosen Tieres. Auf den kleinsten sensorischen Reiz hin verfällt das Tier wieder in typische Streckkrämpfe, die ebenfalls nur wenige Sekunden andauern, um durch Bewegungen abgelöst zu werden, die ganz denen entsprechen, die eine vollkommen munter gewordene Fledermaus nach der Kleinhirnexstirpation aufweist. Dieser Effekt der Kreatinreizung ist dem an der Medulla oblongata der Kröte durch lokale Applikation von Strychnin erhaltenen (vgl. p. 382) auffallend ähnlich.

Das Gehirn der Fledermaus (so schließt MERZBACHER seine Untersuchungen) ist anatomisch wie funktionell charakterisiert durch eine Anzahl von Merkmalen, die wir nur bei niederen Vertretern in der Säugetierreihe finden. Die vergleichend-physiologische Untersuchung der Gehirnfunktionen ergibt sehr viele Analogien mit der Funktion des Vogelgehirns.

II. Die übrigen Versuchssäugetiere.

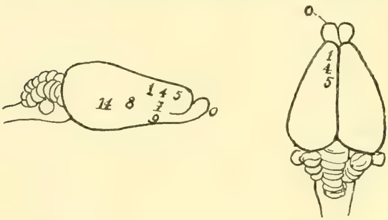
Von den zahlreichen wichtigen Ergebnissen, die an den übrigen Versuchssäugetieren (namentlich Hund und Affe) erzielt wurden, soll hier nicht gesprochen werden. Wir müssen uns mit einigen einzelnen Angaben begnügen, die diesen in den übrigen Handbüchern der Physiologie ausführlich behandelten Gegenstand in vergleichender Hinsicht ergänzen sollen.

Ueber den gegenwärtigen Stand der Frage nach der Lokalisation im Großhirn gibt v. Monakow (124) eine wertvolle zusammenfassende Darstellung.

Nach den bekannten Untersuchungen von Hitzig und Fritsch über die elektrische Reizbarkeit der Hirnrinde des Hundes stellte D. Ferrier (66) unter Anwendung der elektrischen Reizung die sogenannten motorischen Rindenzonen bei verschiedenen Säugetieren fest (Affen, Hunden, Schakal, Katze, Kaninchen, Meerschweinchen und und Ratte). In den untenstehenden Figuren sind die von ihm an den niederen Säugetieren ermittelten erregbaren Zentren angegeben (Fig. 53—57).

Beim Meerschweinchen stellte G. Sergi (154) mittels lokalisierter chemischer Reizung (Curare) einige Zentren der Hirnrinde fest.

Beim S c h a f e liegen sämtliche motorischen Rindenzentren in der oberen Frontalwindung, etwa 2 mm vor dem S u l c u s c r u c i a t u s.



A B

Fig. 53.

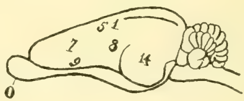


Fig. 54.

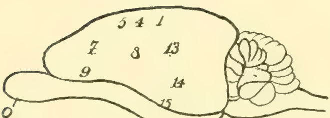


Fig. 55.

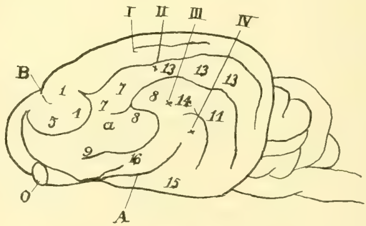


Fig. 56.

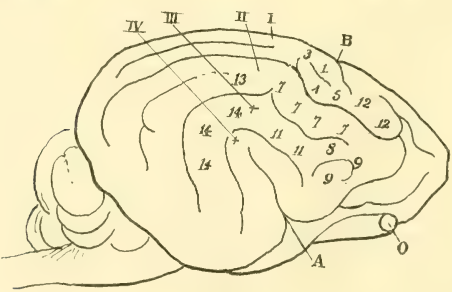


Fig. 57.

Fig 53. A Rechte Gehirnhemisphäre, B obere Fläche des Gehirns der Ratte (D. FERRIER). O Lobus olfactorius. Die Zahlen geben dieselben motorischen Zentren an, wie bei den folgenden Figg. 54 und 55.

Fig 54. Linke Hemisphäre des Gehirns des Meerschweinchens (D. FERRIER). O Lobus olfactorius. Die Zahlen entsprechen denjenigen der Fig. 55.

Fig. 55. Linke Hemisphäre des Gehirns des Kaninchens (D. FERRIER). *O* Lobus olfactorius. *1* Zentrum der Vorwärtsbewegung des entgegengesetzten Hinterbeines, *4* Retraktion und Adduktion des gegenüberliegenden Vorderbeines, *5* Hebung der Schulter und Streckung des Vorderbeines nach vorn, *7* Retraktion und Hebung des Maulwinkels, *8* Schließung des entgegengesetzten Auges, *9* Aufsperren des Maules und Zungenbewegungen, *13* Bewegung des Auges nach vorn und mitunter Kopfdrehung, *14* Retraktion und Hebung des Ohres, *15* Drehung oder Schließung der Nasenflügel.

Fig. 56. Linke Hemisphäre des Gehirns der Katze (D. FERRIER). *A* Sulcus Sylvii, *B* Sulcus cruciatus, *O* Lobus olfactorius, *I, II, III, IV* erste, zweite, dritte und vierte äußere Windung. *1* Vorstrecken des Hinterbeines der Gegenseite, *4* Retraktion und Adduktion der Vorderpfote, *5* Erheben der Schulter und des Armes, *a* Greifbewegung der Pfote, *7* Erheben des Mundwinkels und Schließung des Auges, *8* Retraktion und teilweise Erhebung des Mundwinkels, während das Ohr nach unten-vorn gezogen wird, *9* Aufsperren des Maules und Bewegungen der Zunge, *13* Drehung der Augen und oft auch des Kopfes nach der Gegenseite, *14* Bewegungen des Ohres, der Augen und des Kopfes, *15* und *16* Bewegungen der Lippen und der Nasenflügel.

Fig. 57. Rechte Hirnhemisphäre des Schakals (*Canis aureus*) (D. FERRIER). *A* Sulcus Sylvii, *B* Sulcus cruciatus, *O* Lobus olfactorius, *I, II, III, IV* erste, zweite, dritte und vierte äußere Windung, *1* Vorstrecken des Hinterbeines der Gegenseite. *3* Bewegungen des Schwanzes, *4* Retraktion des gegenüberliegenden Vorderbeines, *5* Erheben der Schulter und Flexion des Vorderarmes und der Pfote, *7* Bewegungen der Augenlider, *8* Lippenbewegungen, *9* Oeffnen des Maules und Vorstrecken der Zunge, *11* Retraktion des Mundwinkels durch die Aktion des Platysma, *12* Oeffnen der Augen unter Pupillenerweiterung und Bewegungen der Augäpfel und des Kopfes nach der Gegenseite, *13* Drehung des Kopfes und Bewegungen des Ohres, *14* Zurückziehen oder Aufrichten des Ohres der Gegenseite.

Sie können in vier Abschnitte eingeteilt werden, welche von hinten nach vorn so angeordnet sind: Zentren für Bewegungen a) der Hinterbeine, b) der Vorderbeine, c) des Kopfes und der Augen und d) des Gesichtes, Maules und der Zunge. Von diesen Zentren ist das Zentrum der Vorderbeine das empfindlichste, dasjenige des Gesichtes, Maules und der Zunge das mindest empfindliche für die künstliche Reizung (S. SIMPSON und L. KING, 162).

Zwei zusammenfassende Abhandlungen von VAN RYNBERK (140, 147) sind den neueren Arbeiten über die Physiologie des Kleinhirns der Säugetiere gewidmet.

Ueber die selbständige Funktion des Rückenmarks des Hundes (und der Katze) liegen die zahlreichen grundlegenden Untersuchungen von C. S. SHERRINGTON (158—161) und seiner Schüler vor. Bei Meerschweinchen (und Kaninchen) hat neuerdings T. GRAHAM BROWN (80—84) ähnliche Untersuchungen angestellt.

Bei der weißen Ratte untersuchte G. CESANA (49) neuerdings die Tätigkeit des Rückenmarks, mit besonderer Berücksichtigung der Frage, wie sich in der ersten Lebenszeit einige Beinreflexe entwickeln und verändern. Er fand unter anderem, daß bei der normalen wie der spinalen neugeborenen Ratte jede wie immer geartete wirksame Hautreizung eines Hinterbeines ausnahmslos einen Beugereflex des gleichseitigen Gliedes auslöst. Vom dritten postuterinen Lebenstage an rufen dagegen schwache Hautreize eine Streckung, starke Reize eine Beugung hervor. Die Ausbreitung der Reflexe erfolgt schon von den ersten Lebensstunden an hauptsächlich in diagonaler Richtung, der normalen Lokomotionsart dieser Tiere entsprechend.

Die selbständige Reflextätigkeit des Rückenmarks nach seiner Loslösung von den höheren Zentren zeigt übrigens selbst nach dem

Ablauf der paralytischen Shockwirkungen einen verschiedenen Umfang und Grad, je nach der Art der Versuchstiere. Der Rückenmarksfrosch reagiert mit großer Heftigkeit auf einen schwachen Reiz. Kaninchen oder Katze zeigen unter denselben Bedingungen nicht so heftige, doch noch ausgesprochene Bewegungen, während solche beim Affen oder beim Menschen sehr schwach sind oder gänzlich fehlen. Nach B. Moore und H. Oertel (125) ist dieser Unterschied dadurch erklärbar, daß bei den höheren Tieren das Gehirn eine immer umfangreichere regulatorische (nicht bloß hemmende) Wirkung auf die Rückenmarkszentren entfaltet.

Bezüglich der selbständigen Funktion der einzelnen Zentren bei den verschiedenen Tieren (auch den Wirbellosen) sei schließlich noch auf die zusammenfassende Abhandlung von Philippson (126) hingewiesen, wo der Autor auch die Ergebnisse eigener Untersuchungen über die Leistungen (Lokomotion: Galopp und Trab) der von den höheren Zentren losgelösten Rückenmarkszentren des Hundes mitteilt.

Nach C. Foà (68), der den nervösen Mechanismus der Rumination beim Schafe untersuchte, besteht die Rumination aus einer Reihe Reflexakte, die, in einer bestimmten Reihenfolge stattfindend, zu einem gegebenen Zwecke koordiniert sind. Sie beginnen nicht, solange die cerebrale Hemmung besteht; haben sie aber einmal begonnen, dann sind sie der Willkür entzogen. Infolgedessen stellt die Rumination zu gleicher Zeit einen willkürlichen Akt und einen Komplex reflektorischer Akte dar. Die einmal begonnene Rumination kann weder durch eine leichte Narkose noch durch schmerzhafte operative Eingriffe am Tiere unterbrochen werden.

Die afferenten Bahnen der Ruminationszentren müssen wenigstens zum Teil im N. vagus verlaufen. Es gelingt aber nicht, durch Reizung des zentralen Stumpfes des einen Vagus, bei Intaktsein des anderen, die Rumination herbeizuführen. Dagegen kann man den Vorgang reflektorisch auslösen, wenn man die Pansenschleimhaut durch einen Strahl kalten Wassers reizt. Auch die efferenten Bahnen müssen zum Teil im N. vagus enthalten sein, der den Panzen und den Netzmagen motorisch innerviert. Reizung des peripheren Vagusstumpfes genügt aber nicht, um die Rumination herbeizuführen.

Nach A. Aggazzotti (1), der ebenfalls beim Schafe die Rumination untersuchte, sind die elektrische und mechanische Reizung der Schleimhaut der beiden ersten Mägen nicht imstande, die Rejektion und Rumination reflektorisch herbeizuführen. Sie erzeugen nur Kontraktionen der Wandmuskulatur. Das Apomorphin und der Brechweinstein rufen andererseits weder die Rejektion noch die Rumination hervor. Diese Brechmittel erstrecken also ihre Wirkung nicht auf die Zentren der Rumination. Reizung des peripheren Vagusstumpfes hat Schließung der Cardia zur Folge.

Literatur.

Wirbeltiere.

1. **Aggazzotti, A.**, *Beitrag zur Kenntnis der Rumination. Pflügers Arch., Bd. 133 (1910), p. 201—224).*
2. **Albertoni, P.**, *Expériences sur les centres nerveux inhibiteurs du crapaud. Arch. ital. de Biol., T. 7 (1888), p. 19—20; auch Ctbl. f. Physiol., Bd. 1 (1887), p. 733—734.*
3. **Babák, E.**, *Ueber die Entwicklung der lokomotorischen Koordinationstätigkeit im Rückenmark des Frosches. Pflügers Arch., Bd. 93 (1903), p. 134—162).*
4. — *Ueber die Shockwirkungen nach den Durchtrennungen des Zentralnervensystems und ihre Beziehung zur ontogenetischen Entwicklung. Ctbl. f. Physiol., Bd. 21 (1907), p. 9—11.*

5. **Babák, A.**, *Zur ontogenetischen und phylogenetischen Betrachtung der Funktionen des Zentralnervensystems, insbesondere des Rückenmarksshocks. Ebenda, Bd. 23 (1909), p. 151—155.*
6. — *Zur chromatischen Hautfunktion der Amphibien. Ein Beitrag zur allgemeinen Physiologie der Nerventätigkeit. Pflügers Arch., Bd. 131 (1910), p. 87—118.*
7. **Baglioni, S.**, *Chemische Reizung des Großhirns beim Frosche. Ctbl. f. Physiol., Bd. 14 (1900), p. 97—99.*
8. — *Der Atmungsmechanismus des Frosches. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., Suppl.-Bd. 1900, p. 34—59.*
9. — *Physiologische Differenzierung verschiedener Mechanismen des Rückenmarks. (Physiologische Wirkung des Strychnins und der Karbolsäure.) Ebenda, p. 193—242.*
10. — *Contributo alla fisiologia sperimentale dei movimenti riflessi, specificità qualitativa degli stimoli e specificità qualitativa dei riflessi. Arch. di Fisiol., Vol. 1 (1904), p. 575—585.*
11. — *La fisiologia del midollo spinale isolato. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 1 (1904), p. 384—437.*
12. — *Zur Analyse der Reflexfunktion, Wiesbaden 1907.*
13. — *Ueber das Sauerstoffbedürfnis des Zentralnervensystems bei Seetieren. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 5 (1905), p. 415—434.*
14. — *Auch die normale aktive Flügelhaltung der Taube beim Stehen und Gehen wird durch einen Reflextonus bewirkt. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., Suppl.-Bd. 1907, p. 71—78.*
15. — *Contributi alla fisiologia generale dei centri nervosi. Ricerche sull'asse cerebrospinale isolato di Bufo vulgaris. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 9 (1909), p. 1—54.*
16. — *L'eccitabilità diretta dei centri nervosi agli stimoli artificiali. Studio critico e sperimentale. Ebenda, Bd. 10 (1909), p. 87—136.*
17. — *Ein Nervenmuskelpräparat von Rochen. Ztschr. f. biol. Technik u. Methodik, Bd. 1 (1909), p. 374—376.*
18. — *Zur Kenntnis der Zentrentätigkeit bei der sexuellen Umklammerung der Amphibien. Ctbl. f. Physiol., Bd. 25 (1911), p. 233—238.*
19. — *e* **Matteucci, E.**, *Sui riflessi del midollo lombare del colombo. Arch. di Fisiol., Vol. 8 (1909), p. 1—13.*
20. **v. Bechterew, W.**, *Die Funktionen der Nervenzentra, deutsch von R. Weinberg, Jena 1908—1911.*
21. **Beevor, Ch. E.**, *Ueber die Koordination und Repräsentantion der Muskelbewegungen im zentralen Nervensystem. Ergeb. d. Physiol., 8. Jahrg. (1909), p. 326—355.*
22. **Bethe, A.**, *Die Lokomotion des Haifisches (Scyllium). Pflügers Arch., Bd. 76 (1899), p. 470—493.*
23. **Bickel, A.**, *Beiträge zur Lehre von den Bewegungen der Wirbeltiere. Pflügers Arch., Bd. 65 (1896), p. 231—248).*
24. — *Recherches sur les fonctions de la moelle épinière chez les tortues. Revue médicale de la Suisse romande, 1897.*
25. — *Beiträge zur Rückenmarksphysiologie des Aales. Pflügers Arch., Bd. 68 (1897), p. 110—119.*
26. — *Beiträge zur Rüchenmarksphysiologie der Amphibien und Reptilien. Ebenda, Bd. 71 (1898), p. 44 - 59.*
27. — *Zur vergleichenden Physiologie des Großhirns. Ebenda, Bd. 72 (1898), p. 190—215.*
28. — *Beiträge zur Rückenmarksphysiologie der Fische. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1900, p. 481—484.*
29. — *Beiträge zur Rückenmarksphysiologie des Frosches. Ebenda, p. 485—493.*
30. — *Beiträge zur Gehirnphysiologie der Schildkröte. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1901, p. 52—80. 495.*
31. — *Ueber einige Erfahrungen aus der vergleichenden Physiologie des Zentralnervensystems der Wirbeltiere. Pflügers Arch., Bd. 83 (1901), p. 155—171.*
32. **Bidder, J.**, *Beitrag zur Kenntnis der Wirkungen des N. laryngeus superior. Reichert u. Du Bois-Reymonds Arch. f. Anat. u. Physiol. etc., 1865, p. 492—507.*
33. **Biedermann, W.**, *Ueber den Farbenwechsel der Frösche. Pflügers Arch., Bd. 51 (1892), p. 455—508.*
34. — *Beiträge zur Kenntnis der Reflexfunktion des Rückenmarkes. Ebenda, Bd. 80 (1900), p. 408—469.*
35. **Birge, E. A.**, *Die Zahl der Nervenfasern und der motorischen Ganglienzellen im Rückenmark des Frosches. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1882, p. 435—480.*
36. **Blaschko**, *Das Sehzentrum der Frösche, Berlin 1880. (Zit. nach Steiner.)*
37. **Bottazzi, Fil.**, *The action of the vagus and the sympathetic on the oesophagus of the toad. Journ. of Physiol., Vol. 25 (1899), p. 157—164.*
38. — *Untersuchungen über das viscerale Nervensystem der Selachier. Ztschr. f. Biol., Bd. 43 (1902), p. 372—441.*

39. ***Bottazzi, Fil.***, *Di un riflesso inibitorio nell' esofago del Bufo vulgaris. Bollett. d. R. Accad. med. di Genova, Anno 19 (1904).*
40. ***Boyce and Warrington***, *Observations of anatomy, physiology and degenerations of the nervous system of the bird. Proceed. of the Royal Soc., Vol. 64, p. 176. (Zit. nach O. Kalischer.)*
41. ***Brunacci, B.***, *Il riflesso tonico diffuso e le soluzioni saline ipertoniche. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 9 (1909), p. 421—434.*
42. ***Buchanan, Fl.***, *On the time taken in transmission of reflex impulses in the spinal cord of the frog. Quart. Journ. of exper. Physiol., Vol. 1 (1908), p. 1—66.*
43. ***Busquet, H.***, *Existence chez la grenouille mâle d'un centre médullaire permanent présidant à la copulation. Compt rend. de la Soc. de Biol., T. 68 (1910), I, p. 880—881.*
44. *— Action inhibitrice du cervelet sur le centre de la copulation chez la grenouille. Indépendance fonctionnelle de ce centre vis-à-vis du testicule. Ebenda, p. 911—913.*
45. ***Carlson, A. J.***, *The rate of the nervous impulse in the spinal cord and in the vagus and the hypoglossal nerves of the California Hagfish (Bdellostoma Dombayi). The Amer. Journ. of Physiol., Vol. 10 (1904), p. 401—418.*
46. *— Beiträge zur Physiologie des Nervensystems der Schlangen. Pflügers Arch., Bd. 101 (1904), p. 23—51.*
47. ***Carlton, J. C.***, *The colour changes in the skin of the so called Florida chameleon, Anolis carolinensis Cuv. Proceed. of the Am. Acad. of Arts and Science, Vol. 39 (1903), p. 257—276. (Zit. nach v. Rynberk.)*
48. ***Cayrade, J.***, *Sur la localisation des mouvements réflexes. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., 1868, p. 346. (Zit. nach Goltz.)*
49. ***Cesana, G.***, *Lo sviluppo ontogenico degli atti riflessi. Arch. di Fisiol., Vol. 9 (1910), p. 1—120.*
50. ***Clementi, A.***, *Analisi sperimentale di alcuni riflessi del midollo lombare del colombo. Arch. di Fisiol., Vol. 8 (1910), p. 513—522.*
51. ***Corso, F.***, *Quelques expériences sur le cervelet des poissons. Arch. italiennes de Biol., T. 22 (1895), p. XCIV.*
52. ***Couty***, *Sur la zone motrice du cerveau des perroquets. Compt. rend. de la Soc. de Biol., T. 34 (1882). (Zit. nach O. Kalischer.)*
53. ***Czermak, J. N.***, *Nachweis echter hypnotischer Erscheinungen bei Tieren. Sitz.-ber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, Bd. 66 (1872), Abt. 3. — Beobachtungen über hypnotische Zustände bei Tieren. Pflügers Arch., Bd. 7 (1873). (Zit. nach Verworn.)*
54. ***Danilewsky, B.***, *Ueber die Hemmungen der Reflex- und Willkürbewegungen. Beiträge zur Lehre vom tierischen Hypnotismus. Pflügers Arch., Bd. 24 (1881). Nachtrag ebenda. — Recherches physiologiques sur l'hypnotisme des animaux. Compt. rend. sur le Congrès intern. de Psychol. physiol., Paris 1890. (Zit. nach Verworn.)*
55. *— Zur Physiologie des Zentralnervensystems vom Amphioxus. Pflügers Arch., Bd. 52 (1892), p. 393—401.*
56. ***Dixon, W. E.***, *The innervation of the frog's stomach. Journ. of Physiol., Vol. 28 (1902), p. 57—77.*
57. ***Doyon, M.***, *Recherches expérimentales sur l'innervation gastrique des oiseaux. Arch. de Physiol. norm. et path., Sér. 5, T. 6, An. 26 (1894), p. 887—898.*
58. ***Dubois, R.***, *Sur la perception des radiations lumineuses par la peau, chez les Protées aveugles des grottes de la Carniole. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. de Paris, T. 110 (1890), p. 358—361.*
59. *— Sur les mouvements de la queue coupée du lézard anesthésié. Compt. rend. Soc. de Biol., 1893, p. 915—917.*
60. *— A propos de la communication de M. Jean de Tarchanoff sur les mouvements forcés des canards décapités. Ebenda, 1895, p. 528—529.*
61. ***Ducceschi, V.***, *Sul metabolismo dei centri nervosi. 1º L'acqua nelle funzioni del sistema nervoso. Sperimentale (Arch. di Biol.), Anno 52 (1898).*
62. ***Dusser De Barenne, J. G.***, *Die Strychninwirkung auf das Zentralnervensystem. Folia Neuro-biologica, Bd. 5 (1911), p. 42—58.*
63. ***Eckhard, C.***, *Physiologie des Rückenmarks. Hermanns Handb. d. Physiol., Bd. 2, Teil 2, p. 58.*
64. *— Geschichte der Experimentalphysiologie des Froschhirns. Beiträge, Bd. 10 (1883), p. 67. (Zit. nach Steiner.)*
65. ***Fano, G.***, *Saggio sperimentale sul meccanismo dei movimenti volontari nella testuggine palustre. Pubblicaz. d. R. Istituto di Studi superiori di Firenze, 1884, p. 1—61. Resumé in Arch. ital. de Biol., T. 3 (1883).*
66. ***Ferrier, D.***, *Les fonctions du cerveau, französische Ausgabe von C. De Varigny, Paris 1878.*
67. ***Fick, A.***, *Einige Bemerkungen über Reflexbewegungen, nach Versuchen von A. Erlenmeyer. Pflügers Arch., Bd. 3 (1870), p. 326—332.*

68. **Foà, C.**, *Untersuchungen über den Mechanismus der Rumination, Pflügers Arch., Bd. 133 (1910), p. 171—200.*
69. **v. Frisch, K.**, *Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut. Pflügers Arch., Bd. 138 (1911), p. 319—387.*
70. **Gad, J.**, *Einiges über Zentren und Leitungsbahnen im Rückenmark des Frosches. Verhandl. d. Phys.-med. Ges. zu Würzburg, N. F., Bd. 18 (1884), p. 50.*
71. **Gallerani, G. e Lussana, F.**, *Eccitabilità della corteccia cerebrale allo stimolo chimico. Arch. p. le Sc. med., Vol. 15 (1891), p. 211—232; auch Arch. ital. de Biol., T. 15 (1891), p. 396—403.*
72. **Garten, S.**, *Beiträge zur Physiologie der marklosen Nerven. Nach Untersuchungen am Riechnerven des Hechtes, Jena, G. Fischer, 1903, 4°, 124 pp. u. 15 Taf.*
73. **Geinitz, H. und Winterstein, H.**, *Ueber die Wirkung erhöhter Temperatur auf die Reflexerregbarkeit des Froschrückenmarks. Pflügers Arch., Bd. 115 (1906), p. 272—279.*
74. **Giardina, A.**, *I muscoli metamerici delle larve di anuri e la teoria segmentale del Loeb. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org., herausg. von W. Roux, Bd. 23 (1907), p. 259—323.*
75. **Goltz, F.**, *Beiträge zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches, Berlin 1869.*
76. **Gotch, Fr.**, *Phil. Trans., London 1887, B, p. 510.*
77. — *und* **Burch**, *Ebenda, 1896, B. p. 347.*
78. — *Nerve, in Schäfers Text-Book of Physiol., Vol. 2 (1900), p. 482.*
79. **Graber, V.**, *Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Tiere, Prag u. Leipzig, 322 pp.*
80. **Graham Brown, T.**, *Studies in the reflexes of the Guinea-pig. I. The scratch-reflex in relation to „Brown-Séquards epilepsy". Quart. Journ. of exper. Physiol., Vol. 2 (1909), p. 243—275.*
81. — *Idem. II. Scratching movements which occur during ether anaesthesia. Ebenda, Vol. 3 (1910), p. 21—52.*
82. — *Idem. III. The effect of removal of the cortex of one cerebral hemisphere. Ebenda, p. 139—170.*
83. — *Idem. V. Some experiments on the influence exercised by the higher centres upon the scratch-reflex. Ebenda, p. 319—353.*
84. — *Idem. VI. On the relation between maintained contraction and rhythmic discontinuous inhibition. Ebenda, Vol. 4 (1911), p. 19—44.*
85. — *Studies in the physiology of the nervous system. VII. Movements under narcosis in the pigeon. Movements under narcosis in the rabbit — progression — scratching-flexion. Ebenda, p. 151—182.*
86. **Herlitzka, A.**, *Sui liquidi atti a conservare la funzione dei tessuti sopravviventi. Arch. di Fisiol., Vol. 6 (1909), p. 369—461; Vol. 8 (1910), p. 249—252; p. 537—570.*
87. **Hering, H. E.**, *Ueber Bewegungsstörungen nach zentripetaler Lähmung. Arch. f. exper. Pathol. u. Pharm., Bd. 38 (1897), p. 266—283.*
88. — *Das Hebephänomen beim Frosch und seine Erklärung durch den Ausfall der reflektorischen antagonistischen Muskelspannung. Pflügers Arch., Bd. 68 (1897), p. 1—31.*
89. **Herzen**, *Expériences sur les centres modérateurs de l'action réflexe, Turin 1864. (Zit. nach Goltz.)*
90. **Heubel, E.**, *Das „Krampfzentrum" des Frosches und sein Verhalten gegen gewisse Arzneistoffe. Pflügers Arch., Bd. 9 (1874), p. 273—327.*
91. — *Ueber die Abhängigkeit des wachen Gehirnzustandes von äußeren Erregungen. Ein Beitrag zur Physiologie des Schlafes und zur Würdigung des Kircherschen Experimentum mirabile. Pflügers Arch., Bd. 14 (1877). (Zit. nach Verworn.)*
92. **Horton-Smith, R. J.**, *On efferent fibres in the posterior roots of the frog. Journ. of Physiol., Vol. 21 (1897), p. 101—111.*
93. **Hyde, J. H.**, *Localization of the respiratory centre in the skate. The Amer. Journ. of Physiol., Vol. 10 (1904), p. 236—259.*
94. **Jolyet**, *Ann. d. Sc. nat. Bordeaux, Sér. 2, T. 2; Mém. Soc. d. Sc. phys. et nat. de Bordeaux, T. 5, (1883).*
95. **Kalischer, O.**, *Ueber Großhirnexstirpationen bei Papageien. Sitz.-ber. d. Preuß. Akad. d. Wiss., 1900, p. 722—726.*
96. — *Weitere Mitteilung zur Großhirnlokalisation bei den Vögeln. Ebenda, 1901, p. 428—439.*
97. — *Das Großhirn der Papageien in anatomischer und physiologischer Beziehung. Abhandl. d. Preuß. Akad. d. Wiss., 1905.*
98. **Keller, R.**, *Ueber den Farbenwechsel des Chamäleons und einiger anderer Reptilien. Pflügers Arch., Bd. 61 (1895), p. 123—168.*
99. **v. Korányi, A.**, *Ueber die Reizbarkeit der Froschhaut gegen Licht und Wärme. Ctbl. f. Physiol., Bd. 6 (1893), p. 6—8.*

100. **Koschewnikoff, A.**, *Ueber die Empfindungsnerven der hinteren Extremitäten beim Frosche. Reicherts u. Du Bois-Reymonds Arch., 1868, p. 326—333.*
101. **Kouliabko, A.**, *Quelques expériences sur la survie prolongée de la tête isolée des poissons. Arch. intern. de Physiol., T. 4 (1906—1907), p. 437—463.*
101a. **Kschischkowski, C.**, *Chemische Reizung der Zweihügel bei Tauben, Ctrbl. f. Physiol., Bd. 25 (1911).*
102. **Lange, B.**, *Inwieweit sind die Symptome, welche nach Zerstörung des Kleinhirns beobachtet werden, auf Verletzungen des Acusticus zurückzuführen? Pflügers Arch., Bd. 50 (1891), p. 615—625.*
102a. **Langendorff, O.**, *Ein gekreuzter Reflex beim Frosch, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1887, p. 141—143.*
103. **Langley, J, N.**, *On the sympathetic System of Birds, and on the Muscles which move the feathers, Journ. of Physiol., Vol. 30 (1904), p. 221—252.*
104. **Lapinsky, M.**, *Ueber Epilepsie beim Frosche. Pflügers Arch., Bd. 74 (1899), p. 47—96.*
105. **Leydig**, *Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien, 1876. (Zit. nach Biedermann.)*
106. **Lewandowsky, M.**, *Handbuch der Neurologie, Berlin 1910.*
107. **Lewisson**, *Ueber Hemmung der Tätigkeit der motorischen Nervenzentra durch Reizung sensibler Nerven. Du Bois-Reymonds u. Reicherts Arch. f. Anat. u. Physiol., 1869, p. 255—266.*
108. **Loeb, J.**, *Ueber den Anteil des Hörnerven an den nach Gehirnverletzung auftretenden Zwangsbewegungen, Zwangslagen und assoziierten Stellungsänderungen der Bulbi und Extremitäten. Pflügers Arch., Bd. 50 (1891), p. 66—83.*
109. **Lode, A.**, *Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Farbenwechsels der Fische. Sitz.-ber. d. math.-physik. Kl. d. Akad. d. Wiss. in Wien, Bd. 99 (1890), Abt. III, p. 130—143. (Zit. nach v. Rynberk.)*
110. **Luchsinger, B.**, *Ueber gekreuzte Reflexe. Pflügers Arch., Bd. 22 (1880), p. 179—180.*
111. — *Zur Theorie der Reflexe. Ebenda, Bd. 23 (1880), p. 308—312.*
112. **Lyon, E. P.**, *Compensation motions in Fishes. The Amer. Journ. of Phys., Vol. 4 (1901), p. 77—82.*
113. **Mangold, E.**, *Der Muskelmagen der körnerfressenden Vögel, seine motorischen Funktionen und ihre Abhängigkeit vom Nervensystem. Pflügers Arch., Bd. 111 (1906), p. 163—239.*
114. — *Die Magenbewegungen der Krähe und Dohle und ihre Beeinflussung vom Vagus. Ebenda, Bd. 138 (1911), p. 1—13.*
115. **Martin, H. N.**, *The normal respiratory movements of the frog, and the influence upon its respiratory centre of stimulation of the optic lobes. Journ. of Physiol., Vol. 1 (1878—1879), p. 131—150.*
116. **Martin, H.**, *Sur le mouvements produits par la queue du lézard, après anesthésie. Compt. rend. de la Soc. de Biol., 1893, p. 854—856.*
117. **Masius** et **Vanlair**, *De la situation et de l'étendue des centres réflexes de la moelle épinière chez la grenouille. Mém. cour. et autres Mém. de l'Acad. Royale de Belgique, T. 21 (1870). (Zit. nach J. Gad.)*
118. **Mendelsohn, M.**, *Untersuchungen über Reflexe. Sitz.-ber. d. Berl. Akad. d. Wiss., 1882 u. 1883. (Zit. nach J. Gad.)*
119. **Merzbacher, L.**, *Ueber die Beziehungen der Sinnesorgane zu den Reflexbewegungen des Frosches. I. Das Auge. Pflügers Arch., Bd. 81 (1900), p. 222—262.*
120. — *Untersuchungen über die Regulation der Bewegungen der Wirbeltiere. I. Beobachtungen an Fröschen. Ebenda, Bd. 88 (1901), p. 453—474.*
121. — *Untersuchungen über die Funktion des Zentralnervensystems der Fledermaus. (Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Zentralnervensystems der Säugetiere.) Ebenda, Bd. 96 (1903), p. 572—599.*
122. — *Einige Beobachtungen an winterschlafenden Fledermäusen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 16 (1902) p. 709—712.*
123. — *Untersuchungen an winterschlafenden Fledermäusen. I. Mitt. Das Verhalten des Zentralnervensystems im Winterschlafe und während des Erwachens aus demselben. Pflügers Arch., Bd. 97 (1903), p. 569—577.*
124. **v. Monakow, G.**, *Ueber den gegenwärtigen Stand der Frage nach der Lokalisation im Großhirn. Ergeb. d. Phys., Jahrg. 1 (1902), II. Abt., p. 534—665; Jahrg. 3 (1904), II. Abt., p. 100—122; Jahrg. 6 (1907), p. 334—605.*
125. **Moore, B.**, and **Oertel, H.**, *A comparative study of reflex action after complete section of the spinal cord in the cervical or upper dorsal region. The Amer. Journ. of Physiol., Vol. 3 (1900), p. 45—52.*
126. **Muchin, N.**, *Die unipolare Reizung des verlängerten Markes des Frosches. Ztschr. f. Biol., Bd. 32 (1895), p. 29—48.*
127. **Nicolai, G. F.**, *Ueber die Leitungsgeschwindigkeit im Riechnerven des Hechtes. Pflügers Arch., Bd. 85 (1901), p. 65—85.*

128. **Onimus**, *Recherches expérimentales sur les phénomènes consécutifs à l'ablation du cerveau et sur les mouvements de rotation. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. (Robin), An. 7 (1870—71), p. 633—677. (Zit. nach Steiner.)*
129. **Osawa, K.,** *und* **Tiegel, E.,** *Beobachtungen über die Funktionen des Rückenmarkes der Schlangen. Pflügers Arch., Bd. 16 (1877), p. 90—100.*
130. **Parker, G. H.,** *The skin and the eyes as receptive organs in the reactions of frogs to light. The Amer. Journ. of Physiol., Vol. 10 (1904), p. 28—36.*
131. *— and* **Staratt, S. A.,** *The effect of heat on the colour changes in the skin of Anolis Carolinensis. Proc. of the Amer. Acad. of Arts and Science, Vol. 40 (1904), p. 457—466. (Zit. nach v. Rynberk.)*
132. *— The stimulation of the integumentary nerves of fishes by light. The Amer. Journ. of Physiol., Vol. 14 (1905), p. 413—420.*
133. *— The sensory reactions of Amphioxus. Proc. Amer. Acad. of Arts and Sci., Vol. 43 (1908), p. 415—455.*
134. *— The integumentary nerves of fishes as photoreceptors and their significance for the origin of the vertebrate eyes. The Amer. Journ. of Physiol., Vol. 25 (1909), p. 77—80.*
135. **Philippson, M.,** *L'autonomie et la centralisation dans le système nerveux des animaux. Étude de physiol. expér. et comparée, Bruxelles 1905.*
136. **Polimanti, O.,** *Beiträge zur Physiologie des Nervensystems und der Bewegung bei den niederen Tieren. I. Branchiostoma lanceolatum Yarr. (Amphioxus). Arch. f. (Anat. u.) Physiol., Jahrg. 1910, p. 129—172.*
137. **Pouchet, G.,** *Du rôle des nerfs dans les changements de la coloration des poissons. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. etc. (Robin), T. 8 (1872), p. 71—74; T. 12 (1876), p. 1—90. p. 113–165. (Zit. nach v. Rynberk.)*
138. **Preyer, W.,** *Ueber eine Wirkung der Angst bei Tieren. Ctbl. f. d. med. Wiss., 1873. — Die Kataplexie und der tierische Hypnotismus, Jena 1878. (Zit. nach Verworn.)*
139. **Rice, H. J.,** *Observations upon the habits, structure, and development of Amphioxus lanceolatus. Amer. Nat., Vol. 14 (1880), p. 1—9. 73—95. (Zit. nach Polimanti.)*
140. **Renauld, H.,** *Contribution à l'étude du dynamisme nerveux. 1[er] mémoire. Influence de facteurs intrinsèques sur le pouvoir réflexe médullaire: anémie, centres réflexes supérieurs. Ann. de la Soc. Roy. des Sc. médicales et naturelles de Bruxelles, T. 18 (1909), Fasc. 3, p. 1—55.*
141. **Rossi, G.,** *Ricerche sulla maccanica dell'apparato digerente del pollo. I. Nota. Atti R. Acc. dei Lincei, Vol. 13 (1904, 1° sem., p. 120—128. V. Nota. Ebenda, Vol. 14 (1905), 1° sem., p. 36—43. Ein Résumé in Arch. di Fisiol., Vol. 2 (1905), p. 375—386.*
142. **van Rynberk, G.,** *Di alcuni speciali fenomeni motori e d'inibizione nel pesce cane (Scyllium). Nota 1. Arch. di Farmacol. sperim. e Sc. affini, Vol. 3 (1904), p. 270—275. Nota 2. Ebenda, Vol. 4 (1905), p. 396—400.*
143. *— Ueber den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere (sogenannte chromatische Hautfunktion). Ergeb. d. Physiol., Jahrg. 5 (1906), p. 347—571.*
144. *— Saggio di anatomia segmentale. La metameria somatica, nervosa, cutanea e muscolare. Memorie della R. Accad. d. Lincei, Ser. 5, Classe di Sc. fisiche, mat. e nat., Vol. 7 (1908).*
145. *— Ueber unisegmentale (monomere) Rückenmarksreflexe. I. Versuche an Bufo vulgaris. Folia Neuro-biol, Bd. 2 (1909), p. 718—729.*
146. *— Das Lokalisationsproblem im Kleinhirn. Ergeb. d. Physiol., Jahrg. 7 (1908), p. 653—698.*
147. *— Die neueren Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Kleinhirns der Säuger. Folia Neuro-biol., Bd. 1 (1907/08), p. 46—62. 403—419. 535—551.*
148. **Sanders-Ezn, H.,** *Vorarbeit für die Erforschung des Reflexmechanismus im Lendenmark des Frosches. Arb. a. d. physiol. Anst. zu Leipzig, Jahrg. 2 (1867).*
149. **Schépiloff,** *Recherches sur les nerfs de la VIII[me] paire crânienne et sur les fonctions du cerveau et de la moelle chez les grenouille etc. Mém. de la Soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève, T. 32 (1895).*
150. **Schiff, M.,** *Ueber die Funktionen des Kleinhirns. Pflügers Arch., Bd. 32 (1883), p. 427—452.*
151. **Schrader, M. E. G.,** *Zur Physiologie des Froschgehirns. (Vorl. Mitt.) Pflügers Arch., Bd. 41 (1887), p. 75—90.*
152. *— Zur Physiologie des Vogelhirns. Ebenda, Bd. 44 (1889), p. 175—238.*
153. *— Ueber die Stellung des Großhirns im Reflexmechanismus des zentralen Nervensystems der Wirbeltiere. Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmak., Bd. 29 (1892), p. 55—118.*
154. **Sergi, S.,** *L'azione del curaro sulle zone eccitabili del cervello della cavia. Arch. di Farmac. sper. e Sc. aff. Vol. 1 (1902), p. 554—559.*
155. *— Sull' attività muscolare volontaria nella testudo graeca. Ebenda, Vol. 4 (1905), p. 179—192.*
156. *—. Il sistema nervoso centrale nei movimenti della testudo graeca. Ebenda, p. 474—515.*
157. **Setschenow, J.,** *Physiologische Studien über die Hemmungsmechanismen, Berlin 1873.*

158. **Sherrington, C. S.**, *Ueber das Zusammenwirken der Rückenmarksreflexe und das Prinzip der gemeinsamen Strecke. Ergeb. d. Physiol., Jahrg. 4 (1905), p. 797—850.*
159. — *The integrative action of the nervous system, London 1906.*
160. — *Flexion-reflex of the limb, crossed extension-reflex, and reflex stepping and standing. Journ. of Physiol., Vol. 40 (1910), p. 28—121.*
161. — *Notes on the scratch-reflex of the cat. Quart. Journ. of exper. Physiol., Vol. 3 (1910), p. 213 - 220.*
162. **Simpson, S.** and **King, J. S.**, *Localisation of the Motor Area in the Sheep, Quart. Journ. of Physiol., Vol. 4 (1911), p. 53—65.*
163. **Singer, J.**, *Zur Kenntnis der motorischen Funktionen des Lendenmarks der Taube. Sitz.-ber. d. math.-naturwiss. Kl. d. K. Akad. d. Wiss. zu Wien, Bd. 89 (1884), Abt. 3, p. 167—185.*
164. **Snyder, Ch. D.**, *Locomotion in Batrachoseps with severed nerve cord. Biol. Bull. of the Marine biological Laborat., Vol. 7 (1904), p. 280—288. (Zit. nach W. Trendelenburg.)*
165. **Soury, J.**, *Le système nerveux central. Structure et fonctions. Histoire critique des théories et des doctrines, Paris 1899.*
166. **Steinach, E.**, *Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane, insbesondere der accessorischen Geschlechtsdrüsen. Pflügers Arch., Bd. 56 (1894), p. 304—338.*
167. — und **Wiener, H.**, *Motorische Funktionen hinterer Spinalnervenwurzeln. Ebenda, Bd. 60 (1895), p. 593—622.*
168. — *Ueber die viscero-motorischen Funktionen der Hinterwurzeln und über die tonische Hemmungswirkung der Medulla oblongata auf den Darm des Frosches. Ebenda, Bd. 71 (1898), p. 523—554.*
169. — *Geschlechtstrieb und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale als Folge der innersekretorischen Funktion der Keimdrüsen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 24 (1910), p. 551—566.*
170. **Steiner, J.**, *Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogenese. 1. Abt. Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns, Braunschweig 1885. 2. Abt. Die Fische. Ebenda, 1888. 4. Abt. Reptilien, Rückenmarksreflexe, Vermichtes. Ebenda, 1900; ferner Sitz-ber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1886.*
171. **Tarchanoff, J. R.**, *Ueber automatische Bewegungen enthaupteter Enten. Pflügers Arch., Bd. 33 (1884), p. 619—622.*
172. — *Zur Physiologie des Geschlechtsapparates des Frosches. Ebenda, Bd. 40 (1887), p. 330—351.*
173. — *Mouvements forcés des canards décapités. Compt. rend. Soc. de Biol., 1895, p. 454—458.*
174. **Trendelenburg, W.**, *Ueber die Bewegung der Vögel nach Durchschneidung hinterer Rückenmarkswurzeln. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1906, p. 1—126.*
175. — *Weitere Untersuchungen über die Bewegung der Vögel nach Durchschneidung hinterer Rückenmarkswurzeln. Ebenda, 1906, Suppl.-Bd., p. 231—245.*
176. — *Zur Kenntnis des Tonus der Skelettmuskulatur. Ebenda, 1907, p. 499—506.*
177. — *Weitere Mitteilung zur Kenntnis des Tonus der Skelettmuskulatur. Ebenda, 1908, p. 201—212.*
178. — *Vergleichende Physiologie des Rückenmarks. I. Teil. Ergeb. d. Physiol., Jahrg. 10 (1910), p. 454—530.*
179. **Verrill, A. E.**, *Nocturnal and diurnal changes in the colour of certain fishes and of the squid (Loligo) with notes on their sleeping habits. Amer. Journ. of Sci. (Dana), Ser. 4, Vol. 3 (Vol. 153) (1897), p. 135—136. (Zit. nach v. Rynberk.)*
180. **Verworn, M.**, *Tonische Reflexe. Pflügers Arch., Bd. 65 (1896), p. 63—80.*
181. — *Beiträge zur Physiologie des Zentralnervensystems. I. Teil. Die sogenannte Hypnose der Tiere, Jena 1898.*
182. — *Ermüdung, Erschöpfung und Erholung der nervösen Zentra des Rückenmarks. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., Suppl.-Bd. 1900, p. 152—176.*
183. — *Zur Physiologie der nervösen Hemmungserscheinungen. Ebenda, p. 105—123.*
184. **Waters, V. H.**, *Some vaso-motor functions of the spinal nerves in the frog. Journ. of Physiol., Vol. 6 (1885), p. 460—463.*
185. **Winterstein, H.**, *Ueber den Mechanismus der Gewebsatmung. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 6 (1906), p. 315—392.*
186. **Wintrebert, P.**, *Sur la position des centres nerveux réflexes de la queue chez les larves d'anoures. Compt. rend. de la Soc. de Biol., T. 56 (1904) (1), p. 581—582.*
187. — *Sur la limite des zones périphériques d'innervation réflexe des centres nerveux dans la queue des urodèles. Ebenda, p. 582—584.*
188. **Yerkes, R. M.**, *Inhibition and reinforcement of reaction in the frog Rana clamitans. Journ. of comp. Neurol. and Psychol., Vol. 14 (1904), p. 124.*
189. — *Bahnung und Hemmung der Reaktionen auf taktile Reize durch akustische Reize beim Frosche. Pflügers Arch., Bd. 107 (1905), p. 207—237.*
190. **Zander**, *Folgen der Vagusdurchschneidung bei Vögeln. Pflügers Arch., Bd. 19 (1879), p. 263—334.*

Die Tropismen.

Von **Jacques Loeb**, New York.

Mit 26 Abbildungen im Text.

I. Instinkte und Tropismen.

Wir verstehen unter Instinkthandlungen und Willenshandlungen der Tiere solche Handlungen, die auf ein Ziel gerichtet sind; wir sprechen von Instinkthandlungen, wenn für den Ablauf der Handlung oder Reaktion das Bewußtsein des Zieles oder Erfolges unnötig ist; und wir sprechen von Willenshandlungen, wenn der Handlung das Bewußtsein des Erfolges voraufgeht oder wenn es dieselbe begleitet. Wir sehen deshalb, daß dieselben Gruppen von Handlungen (z. B. das Aufsuchen und Aufnehmen von Nahrung) bei niederen Tieren, bei denen die Kriterien für Bewußtsein versagen, als reine Instinktreaktionen bezeichnet werden, während beim Menschen dieselben Handlungen zwar auch instinktiv sind, aber als Willenshandlungen bezeichnet werden, weil der Erfolg oder das Ziel der Handlung dem Menschen meist bekannt ist, bevor oder während die Handlung abläuft (Loeb, 6). Die Instinkthandlungen sind *zwangsmäßige* Handlungen, und es ist die Aufgabe der Wissenschaft, *die Natur*, d. h. *den Mechanismus des Zwanges aufzuklären*; wie ja auch das Fallen des Steines zwangsmäßig ist und die Physik noch immer vor die Aufgabe gestellt ist, den Mechanismus der Schwerkraft aufzuklären. Der Umstand, daß ein Instinkt gehemmt oder verdeckt werden kann, spricht nicht gegen den *zwangsmäßigen* Charakter desselben; denn auch der freie Fall, z. B. eines Stückes Eisen, kann durch andere Bedingungen, z. B. magnetische Kräfte, gehemmt werden, oder die Wirkung des zunehmenden Druckes auf ein Gas kann durch Zunahme der Temperatur kompensiert werden usf.

Der *zweckmäßige* Charakter ist kein notwendiges Charakteristikum der Instinkthandlungen, obwohl die meisten Instinkthandlungen für die Erhaltung des Individuums und der Art unerläßlich sind. (Loeb, 6, 7, 8.) Das Fliegen der Insekten in die Flamme ist ein *zweckwidriger*, aber *zwangsmäßiger* Instinkt. Es gibt *erbliche* Instinkte, welche für das Tier gleichgültig sein können, wie es auch erbliche Formbestandteile gibt, welche, wie unser Ohrläppchen, absolut gleichgültig für das Fortbestehen der Art sind. Die Morphologie hat angefangen, sich von den Uebertreibungen der Idee der

natürlichen Zuchtwahl frei zu machen, und dasselbe muß auch für die Theorie der Instinkte geschehen.

Man stellte sich oft vor, daß Reflexe ursprünglich Willenshandlungen oder individuelle Handlungen gewesen seien, welche sich nützlich erwiesen und durch natürliche Zuchtwahl erblich geworden seien. Die exakten Versuche von JOHANNSEN und anderen Forschern haben aber gezeigt, daß sich durch Auslese unter reinen Rassen keine neuen morphologischen Eigenschaften züchten lassen. Wir werden sehen, daß viele Tiere Galvanotropimus zeigen, obwohl die Bedingungen für die Manifestation dieser Reaktion nur im Laboratorium, nie aber in der Natur gegeben sind. Wer seine Zeit nicht mit müßigen Wortspielereien vergeuden will, wird daher gut tun, die Instinkte in derselben Weise zu analysieren, wie das für die Vorgänge in der unbelebten Natur üblich ist, wo Begriffe wie Anpassung und natürliche Zuchtwahl sich als nutzlos erweisen; und wo es nur darauf ankommt, den Mechanismus des Geschehens klarzulegen.

Um nun Instinkte in dieser monistischen Weise zu analysieren, müssen wir uns erinnern, daß lebende Organismen chemische Maschinen sind, d. h. daß in den lebenden Wesen beständig bestimmte chemische Prozesse ablaufen, welche ineinander eingreifen, ähnlich wie das zwischen den Rädern mechanischer Maschinen geschieht. Diese kettenmäßige Verknüpfung oder Koppelung der chemischen Prozesse im lebenden Organismus erlaubt uns, den letzteren als eine chemische Maschine zu definieren. Das Material, in dem diese chemischen Prozesse sich abspielen, sind flüssige Kolloide, die vielleicht sehr beständige und relativ feste Emulsionen bilden. Was uns als Lebenserscheinung ins Auge fällt, sind die physikalischen Zustandsänderungen dieser Kolloide — Aenderungen der Obenflächenspannung, der Quellbarkeit, des Aggregatzustandes, der Konsistenz, des osmotischen Druckes — welche durch die chemischen Reaktionen bedingt sind. Diese physikalischen Zustandsänderungen treten als „spontane" Bewegungen der Organismen oder ihrer Teile in die Erscheinung. Das Geheimnisvolle in den Lebenserscheinungen ist dadurch bedingt, daß die grundlegenden chemischen Vorgänge in den Organismen und ihre Verknüpfung mit den dadurch bedingten physikalischen Zustandsänderungen der Kolloide nicht direkt wahrnehmbar sind.

Wollen wir nun den Mechanismus der Instinkte oder irgendeiner anderen Lebenserscheinung darlegen, so müssen wir von den chemischen Vorgängen im Organismus ausgehen, und die Analyse des zwangsmäßigen Charakters besteht darin, daß wir die Umwandlung der chemischen Energie in die anderen bei der betreffenden Lebenserscheinung sich betätigenden Energieformen feststellen. Eine solche Analyse wäre bei unserer mangelhaften Kenntnis der Einzelvorgänge heute unmöglich, wenn die allgemeine Chemie und die allgemeine Morphologie uns nicht erlaubten, die Natur des Mechanismus bei gewissen Instinkthandlungen festzustellen, ohne daß alle chemischen und physikalisch-chemischen Einzelheiten des Vorganges uns bekannt zu sein brauchen. Diese Gruppe von Instinkthandlungen sind die Tropismen der Tiere.

Unter den Tropismen der Tiere verstehen wir die zwangsmäßige Orientierung gegen resp. die zwangsmäßige Progressivbewegung zu oder von einer Energiemenge. Man kann sich im Anschluß an FARADAYS Idee der Kraftlinien vorstellen, daß der Raum mit Kraftlinien durch-

zogen sei, und daß diese Kraftlinien an den Organismen angreifen und sie unter gewissen Bedingungen zwingen, sich in die Richtung der Kraftlinien einzustellen oder in der Richtung derselben zu bewegen. Das scheinbar Willkürliche oder Planlose der tierischen Bewegungen weicht dann einer scheinbaren Fortbewegung der Tiere mittels unsichtbarer Fäden, nämlich der den Raum erfüllenden Kraftlinien. Wer die belebte und unbelebte Natur als ein ununterbrochenes Ganzes ansieht, wird sich durch eine solche Vorstellung befriedigt fühlen. Ich habe aber gefunden, daß diejenigen, welche an einen „freien“ Willen oder an eine kapriziöse „Tierseele“ glauben, oder welche nicht gewöhnt sind, sich den Raum als mit Kräften erfüllt vorzustellen, sich über solche Ideen sehr ereifern. Trotzdem möchte ich an dieser Ansicht festhalten. Wenn ein Tier sich in einem Kraftfelde befindet, so erleiden die chemischen Prozesse an der Oberfläche oder im Körper, wo das Tier von den Kraftlinien getroffen wird, Aenderungen der Reaktionsgeschwindigkeit. Die Aenderungen dieser Reaktionsgeschwindigkeiten führen zwangsmäßig die Orientierungsvorgänge resp. Progressivbewegungen in bestimmten Richtungen und in bestimmtem Sinne im Kraftfelde herbei, welche wir als Tropismen bezeichnen. Wir sprechen von Heliotropismus oder Phototropismus, wenn die Orientierungserscheinungen unter dem Einflusse eines Lichtfeldes ablaufen, von Geotropismus, wenn es sich um das Gravitationsfeld handelt, von Galvanotropismus, wenn es sich um ein galvanisches Feld handelt, und von Chemotropismus, wenn es sich um ein Diffusionsfeld chemischer Stoffe handelt.

Historisch sei bemerkt, daß die Anwendung der Theorie der Tropismen auf die Instinkte und Willenshandlungen von Loeb herrührt, der im Januar 1888 mit der Veröffentlichung einer Reihe von Arbeiten begann, welche den Zweck hatten, den tropistischen Charakter gewisser Instinkte darzulegen. (Loeb, 74, 75, 194a.)

Die Zwangsmäßigkeit der Bewegungen zu oder von dem Diffusionszentrum der Energie in einem Felde oder die Zwangsmäßigkeit der Orientierung eines Organismus gegen dieses Diffusionszentrum ist also das Kriterium des Tropismus. Unter der Zwangsmäßigkeit aber verstehen wir die Tatsache, daß alle Individuen einer Tierart (reinen Rasse) — wenn sie sonst in allen Stücken gleich sind — sich alle in gleicher Weise orientieren oder bewegen, und daß, wo Ausnahmen vorkommen, es gelingt, die Ursache hierfür anzugeben. So findet man oft, daß junge Daphnien eines Schwarmes im Aquarium sich nicht gleichmäßig verhalten; einige gehen zum Licht, andere sind indifferent. Fügt man aber etwas Kohlensäure zu, so gehen alle zum Licht. Die zwangsmäßige Orientierung gegen das Licht besteht also bei allen Individuen, aber unter gewöhnlichen Umständen ist die Lichtempfindlichkeit bei einzelnen Individnen nicht hoch genug, um die Reaktion zum Ausdruck zu bringen.

II. Heliotropismus (Phototropismus).

1. Identität des tierischen und pflanzlichen Heliotropismus.

Dem Leser ist es bekannt, daß die Sproßachsen vieler im Zimmer gezüchteter Pflanzen sich gegen das Fenster krümmen; Versuche an vielen Wurzeln zeigen das entgegengesetzte Verhalten, sie krümmen sich von der Lichtquelle fort. Das ist die Erscheinung des Helio-

tropismus oder Phototropismus. Die sich zu der Lichtquelle hin wendenden Organe werden als positiv heliotropisch (oder phototropisch), die sich abwendenden als negativ heliotropisch bezeichnet. Ueber den Mechanismus dieser heliotropischen Krümmungen sei bemerkt, daß die Botaniker dieselben als eine Wachstumserscheinung darstellen, welche dadurch bedingt sein soll, daß auf der Lichtseite eines positiv heliotropischen, einseitig beleuchteten Pflanzenstengels das Wachstum gehemmt, auf der vom Licht abgewendeten Seite dagegen beschleunigt sei. Ungleiches Wachstum auf beiden Seiten des Stengels bedingt natürlich eine Krümmung des Stengels. Sobald aber der Stengel so weit gekrümmt ist, daß er von allen Seiten gleichmäßig beleuchtet ist, so ist das Wachstum auf allen Seiten das gleiche. Bei negativ heliotropischen Organen bedingt das Licht eine Beschleunigung des Wachstums. Ich möchte aber hier vorwegnehmen, daß ich auf Grundlage der Identität der heliotropischen Erscheinungen bei Pflanzen und Tieren bezweifle, daß die Wachstumsvorgänge bei Pflanzen die wirkliche Vorbedingung der heliotropischen Erscheinungen sind, sondern daß es sich in beiden Fällen primär um Beeinflussung der Spannung oder des Kontraktionszustandes des Protoplasmas durch das Licht handelt. Das könnte freilich sekundär dazu führen, daß das Wachstum bei heliotropischen Organen auf beiden Seiten ungleich wird, weil infolge dieser ungleichen Kontraktionszustände der Widerstand, der sich der Streckung entgegenstellt, auf beiden Seiten der Pflanze ungleich ist. (Loeb, 7, 80.)

Bei Insekten war natürlich wohl zu allen Zeiten die Neigung bekannt, in die Flamme zu fliegen. Trembley zeigte, daß die Hydren sich immer an der belichteten Seite des Aquariums sammeln (126). Paul Bert (19) berichtet, daß Daphnien zum Lichte gehen und sich im Spektrum in größter Zahl im Gelb, Grün und Orange sammeln. Er bemerkt, daß die Daphnien sich im Spektrum benehmen wie ein Mensch, der ein Buch lesen will, und der sich deshalb in den hellsten Teil des Spektrums begibt. Lubbock (87) stellte dann Versuche über „Farbenvorliebe“ der Daphnien an. Er verdeckte einen Trog zur Hälfte mit einem gelben Schirm, zur Hälfte blieb der Trog unbedeckt. In der unbedeckten Hälfte des Troges sammelten sich in einer Versuchsreihe 1904 Tiere zusammen, unter dem gelben Schirm befanden sich 3096 Tiere. Daraus schließt Lubbock, daß die Daphnien eine Vorliebe für gelb haben. Wir werden später sehen, daß Daphnien entweder zur Lichtquelle gehen oder von ihr fort, oder sich indifferent verhalten. Dieselben Individuen zeigen (vermutlich nach der CO_2-Produktion im Körper oder Wasser) einen Wechsel ihres Heliotropismus. Die Nichtberücksichtigung dieses Umstandes und die Nichtberücksichtigung der Orientierung seiner Aquarien gegen die Lichtquelle machen die Versuche Lubbocks wertlos. Dasselbe gilt von ähnlichen Versuchen Lubbocks (86) an Ameisen. Graber (51) wandte die Lubbocksche Methode bei vielen Tierformen an. Er bedeckte die beiden Hälften eines Troges, in dem die Tiere sich befanden, mit Schirmen, die verschieden durchsichtig waren. Nach einiger Zeit zählte er die Verteilung der Tiere in beiden Hälften des Troges. War die Mehrzahl der Tiere unter dem hellen Schirm, so bezeichnete er das Tier als „helliebend“ und im anderen Falle als „dunkelliebend“. Er vernachlässigte also ebenfalls die orientierende Wirkung des Lichtes. In ähnlicher Weise stellte er Versuche über die angebliche „Farben-

vorliebe" der Tiere an, indem er eine Hälfte des Troges mit rotem Glas, die andere mit blauem Glas bedeckte und dann zählte, wie viele Tiere nach einer gewissen Zeit unter dem roten und wie viele unter dem blauen Glase waren. War die Mehrzahl unter dem blauen, so war das Tier „blauliebend" und „rotscheu". Er fand so, daß alle Tiere, welche „helliebend" waren, auch „blauliebend" waren, und daß alle Tiere, welche „dunkelliebend" waren, auch rotliebend waren (51). Loeb wies aber nach, daß das durch einen roten Schirm gehende Licht eine geringere heliotropische Wirksamkeit ausübt als das durch blaues Glas gehende, und daß aus diesem Verhalten, das mit den Erfahrungen der Botaniker übereinstimmt, die Resultate von Graber zu verstehen seien. (Loeb, 74, 75.)

Wir wollen mit der Beschreibung eines bestimmten Falles, nämlich des positiven Heliotropismus bei den Raupen des Goldafters (*Porthesia chrysorrhoea*) beginnen. Die zu beschreibenden Reaktionen findet man, wenn man die jungen Raupen beobachtet, wenn sie aus dem Gespinst, in welchem sie überwintern, eben auskriechen und ehe sie gefüttert sind. „In einem Reagenzglas befindet sich eine größere Zahl — etwa 100 Stück — von kleinen gesellig lebenden Raupen vom *Porthesia chrysorrhoea*, die eben aus dem Gespinst, in welchem sie überwintert haben, ausgekrochen sind. Sie haben noch kein Futter bekommen und werden in diesem nüchternen Zustande der Wirkung des Lichtes ausgesetzt. Die Temperatur muß über 12° – 15° C betragen, da sonst die Tiere sich dicht zusammendrängen und von neuem n einen schlafähnlichen Zustand geraten, in welchem sie weder durch Licht noch durch Schwerkraft reizbar sind.

Versuch I. Legen wir das Reagenzglas auf eine horizontale Tischplatte, die mit schwarzem, nicht-glänzendem Papier überzogen ist, und richten wir die Längsachse des Glases senkrecht gegen die Ebene des Fensters, so werden zunächst die über das ganze Glas zerstreuten Tiere in einem einheitlichen Sinne orientiert. Sie kriechen an die obere Seite des Glases, richten den Kopf gegen das Fenster und kriechen so, die Bauchseite und den Kopf der Lichtquelle zugewendet, unter fortwährenden pendelartigen Seitwärtsbewegungen des Kopfes in gerader Richtung an die Fensterseite des Reagenzglases. Der Vorgang erfordert je nach der Temperatur und dem Zustand der überwinterten Tiere etwa 1–5 Minuten. Alle ohne Ausnahme (wenn sie nicht etwa krank sind) begeben sich in der Richtung der Lichtstrahlen an die Fensterseite des Glases. Dreht man das Glas um 180°, so wiederholt sich der Vorgang, die Tiere kriechen genau wie vorhin an die Fensterseite des Glases. Man kann das Glas umdrehen, so oft man will, die Tiere korrigieren stets sofort ihre Einstellung gegen das Licht, bis sie wieder Kopf und Bauchseite gegen das Licht gekehrt haben und an der Fensterseite des Reagenzglases angelangt sind. Bleibt aber die Lage des Glases unverändert, so bleiben die Tiere auch unverändert an der Fensterseite des Glases dichtgedrängt sitzen.

Versuch II (Fig. 1). Das Reagenzglas ist senkrecht gegen die Ebene *FF* des Fensters gerichtet und die Tiere befinden sich zu Beginn des Versuches an der Fensterseite *B* des Glases. Wir bedecken jetzt die Hälfte des Glases, welches dem Fenster nahe liegt, mit einem undurchsichtigen Karton *KK*. Dann ereignet sich folgendes: Die Tiere erscheinen alsbald an der Zimmerseite *A* des Kartons; sobald sie aber

aus dem Karton *K* hervorgekommen sind und bei *A* sich befinden, drehen sie sich wieder mit dem Kopfe gegen das Fenster, gehen bis zum Karton und bleiben nun hier an der Grenze des bedeckten und unbedeckten Teiles des Reagenzglases bei *A* sitzen, und zwar an der oberen Seite des Reagenzglases. Das Merkwürdige ist, daß sie sich nicht über den ganzen hellerleuchteten Teil des Reagenzglases verbreiten. Die Erklärung des Vorganges ist die folgende: Sobald die an der Fensterseite bei *B* sitzenden Tiere vom Karton bedeckt werden, werden sie nunmehr nur von den schwachen Strahlen desjenigen Lichtes getroffen, das von den Zimmerwänden reflektiert wird. Diesen Strahlen folgen die Tiere und gelangen in den unbedeckten Teil des Reagenzglases. Sobald sie aber bei *A* wieder von den viel stärkeren Strahlen des Himmelslichtes getroffen werden, werden sie sofort wieder mit dem Kopfe gegen das Fenster gedreht, sie geraten alsdann sogleich wieder unter den Karton, der das Himmelslicht abhielt, werden wieder vom Zimmerlicht angezogen usf., bis sie sich endlich im unbedeckten Teile des Glases dicht an der Grenze des Kartons bei A festsetzen.

Schiebt man das Glas weiter zimmerwärts, während der Karton liegen bleibt, so setzen sich die Tiere sofort wieder in Bewegung und wandern wieder an den Rand des Kartons. (LOEB, 75.)

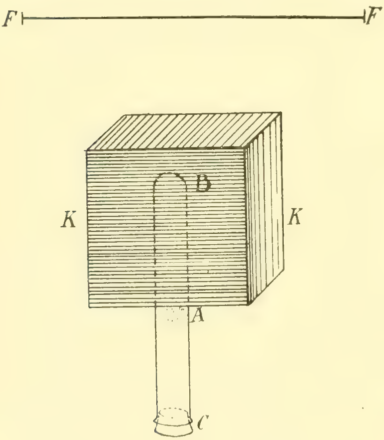


Fig. 1.

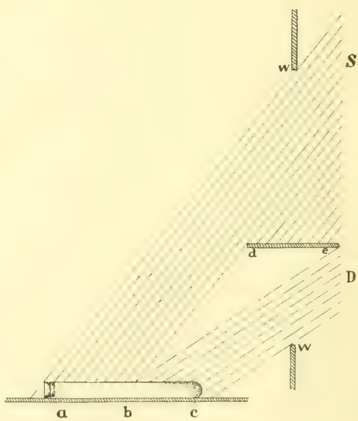


Fig. 2.

Fig. 1. Ansammlung positiv heliotropischer Tiere bei *A*, an der Grenze des vom Karton *KK* bedeckten und unbedeckten Teiles des Reagenzglases *BC*. Ersetzt man den Karton durch rotes Glas, so findet dieselbe Ansammlung statt; ersetzt man ihn aber durch blaues Glas, so sammeln sich die Tiere an der Fensterseite *B* des Reagenzglases, genau so wie bei unbedecktem Reagenzglase.

Fig. 2. Beweis, daß positiv heliotropische Tiere auch dann zur Lichtquelle wandern, wenn sie dabei aus dem Sonnenlicht in den Schatten gelangen. Positiv heliotropische Tiere sind zu Anfang des Versuches bei *a* an der Zimmerseite des Reagenzglases gesammelt, wo sie vom Sonnenlicht *S* getroffen werden. Sie wandern gegen das Fenster *WW*, durch welches das Licht einfällt. Die an der Fensterseite gelegene Hälfte *bc* des Reagenzglases ist im Schatten, da der hölzerne Schirm *de* das direkte Sonnenlicht von diesem Teil des Reagenzglases abhält. Nichtsdestoweniger gehen die Tiere alle nach *c*, wo sie dauernd bleiben.

Dieses hier für Raupen geschilderte Verhalten ist für positiv heliotropische Tiere charakteristisch; mit geflügelten Blattläusen, Daphnien, Larven von *Balanus* und vielen anderen Tieren lassen sich genau dieselben Versuche anstellen.

Loeb zeigte ferner, daß die Tiere nicht etwa zum Fenster gehen, weil es dort heller ist, sondern daß die Tiere — wie positiv heliotropische Pflanzen — vom Lichte orientiert werden; sie werden gezwungen, ihren Kopf gegen die Lichtquelle zu drehen und in dieser Richtung zu wandern, selbst wenn sie dabei von Stellen größerer zu Stellen geringerer Lichtintensität gelangen. Loeb bewies das mit Versuchen, die in der Nähe eines Fensters, durch welches ein Bündel Sonnenstrahlen einfällt, angestellt werden. Durch ein Fenster *WW* (Fig. 2) fällt von oben Sonnenlicht *SS* ein, durch den Rest des Fensters fällt Tageslicht *DD* ein. Man lege nun ein Reagenzglas *AC* so auf einen in der Nähe des Fensters stehenden Tisch, daß das Zimmerende des Reagenzglases *A* im Sonnenlicht, das Fensterende *C* im diffusen Tageslicht — im Schatten — liegt. Im Anfang des Versuches sind die Raupen alle bei *a*; sie gehen alle gegen das Fenster, am Schatten angelangt, mögen einzelne stocken, aber sie bleiben nicht bei *b* sitzen, sondern gehen weiter aus dem Sonnenlicht in den Schatten, bis das Ende des Glases bei *c* ihrer Progressivbewegung ein Ende bereitet. Die Tiere gehen also nicht zum Fenster, weil sie „helliebend" sind; wäre das der Fall, so müßten sie im Sonnenlicht an der Grenze von *b* bleiben und dürften nicht in den Schatten gehen. Sie benehmen sich vielmehr so, als ob das Licht sie zwänge, den Kopf der Lichtquelle zuzuwenden. Dieser Umstand der zwangsmäßigen Orientierung, der das Wesentliche bei diesen Vorgängen ist, war von Graber und Lubbock übersehen worden.

Sachs hatte gezeigt, daß die heliotropischen Krümmungen der Pflanzen hinter roten Schirmen (Rubinglas) gar nicht oder nur sehr langsam eintreten, hinter blauen Schirmen dagegen fast ebenso gut ablaufen, wie im gemischten Tageslicht. Loeb konnte nun zeigen, daß für diese Progressivbewegungen der Tiere unter dem Einflusse des Lichtes rotes Glas wie ein für Licht nicht durchgängiger, also opaker Körper wirkt, während blaues Glas wie ein völlig durchsichtiger Körper wirkt. Dazu benutzte er die Versuchsanordnung wie in Versuch II (Fig. 1), nur daß statt des undurchsichtigen Kartons die an der Fensterseite gelegene Hälfte des Reagenzglases mit farbigem, zunächst blauem Glase bedeckt war. Am Anfange des Versuches seien alle Raupen an der Zimmerseite des Reagenzglases gesammelt. Die Tiere gehen nun alle bis an das Fensterende des Reagenzglases, als ob das letztere ganz unbedeckt wäre. Machen wir aber genau denselben Versuch, nur daß wir das blaue Glas durch rotes Glas ersetzen, so benehmen die Tiere sich genau so, als ob das rote Glas ein undurchsichtiger Körper wäre. Die Raupen sammeln sich nämlich alle an der Grenze vom unbedeckten und dem mit rotem Glase bedeckten Teile des Reagenzglases. Das durch rotes Glas fallende Himmelslicht wirkt also schwächer als das von den Zimmerwänden reflektierte gemischte Licht.

Wenn wir den Versuch so anstellen, daß wir das ganze Reagenzglas hinter einen blauen Schirm stellen, so verläuft alles so, als ob überhaupt kein Schirm vorhanden wäre. Stellen wir den Versuch aber so an, daß das ganze Reagenzglas hinter einem roten Schirme

steht, so bewegen sich die Tiere nur sehr langsam zur Lichtquelle und von einer raschen direkten Bewegung zur Lichtquelle, wie sie hinter blauem Glase oder in gemischtem Lichte vor sich geht, ist keine Rede. Man kann sich leicht davon überzeugen, daß hinter rotem Glase die Erscheinungen so ablaufen wie bei sehr schwachem Licht.

Diese Tatsachen zeigen die Unrichtigkeit der Schlüsse von GRABER und erlauben die richtige Deutung seiner Versuche: Seine Versuche sagen nichts über den Farbensinn der Tiere aus, wie er fälschlich annahm, sondern sind verständlich unter der Annahme, daß die durch blaues Glas gehenden Strahlen heliotropisch wirksamer sind als die durch rotes Glas gehenden Strahlen, wie das SACHS ja schon für Pflanzen gezeigt hatte.

Aus diesen und ähnlichen Tatsachen schloß LOEB, daß es sich bei den hier vorliegenden Erscheinungen um Heliotropismus handele, der mit dem Heliotropismus der Pflanzen identisch sei. Die hier geschilderten Tiere, die zur Lichtquelle gingen, bezeichnete LOEB als positiv heliotropische Tiere.

Es gibt nun auch negativ heliotropische Tiere, dahin gehören beispielsweise die Fliegenlarven (*Musca vomitoria*), wenn sie bereit sind, sich zu verpuppen (LOEB, 75). Ferner gehören hierhin die frisch ausgeschlüpften Larven von *Balanus perforatus* (53), die den Sinn ihres Heliotropismus wechseln, die Larven von *Limulus* (LOEB, 78) in einem bestimmten Entwicklungsstadium u. a. Diese negativ heliotropischen Tiere werden gezwungen, ihren Kopf von der Lichtquelle wegzuwenden und geradlinig von der Lichtquelle fortzuwandern.

Die Ansicht von LOEB, daß es sich bei Tieren und Pflanzen hier um identische Vorgänge handelt, könnte auf den ersten Blick befremdend erscheinen, weil die Tiere freibeweglich, die Pflanzen aber festsitzend sind. Diese Schwierigkeit wurde nun durch Tatsachen beseitigt, die teils bereits damals bekannt waren und die teils seitdem gefunden worden sind. Es war bekannt, daß freischwimmende pflanzliche Organismen, wie die Schwärmsporen von Algen, ebenfalls heliotropisch sind. Dieselben ändern den Sinn ihres Heliotropismus leicht und das macht die Untersuchung etwas schwierig. Sie benehmen sich aber dem Licht gegenüber wie frei bewegliche Tiere, indem sie entweder zur Lichtquelle oder von ihr fortgehen; sie führen, wie die Tiere, ihre heliotropischen Bewegungen besser hinter einem blauen als hinter einem roten Schirme aus (STRASBURGER, 123). Andererseits wurde von LOEB gezeigt, daß Tiere, welche festsitzen, heliotropische Krümmungen ausführen, wie die Pflanzenstengel. Zwei Beispiele mögen hier erwähnt werden. Das eine betrifft den in einer undurchsichtigen Röhre lebenden Wurm, *Spirographis Spallanzani*, aus dem Golf von Neapel. Dieser Wurm lebt in einer Röhre, welche zwar sehr biegsam aber doch hinreichend starr ist, um das Tier in einer bestimmten Orientierung dauernd zu erhalten. Diese Röhre wird durch Drüsensekretionen des Tieres gebildet und das aborale Ende der Röhre wird ebenfalls durch ein Sekret an Felsen oder anderen festen Körpern angeheftet. Aus dem anderen offenen Ende der Röhre ragen gewöhnlich nur die Kiemen des Tieres hervor, die an der Spitze des Kopfes in mehreren spiraligen Windungen radiär zur Längsachse des Kopfes angeordnet sind. Da die Röhre für Lichtstrahlen fast undurchgängig ist, so wirkt das Licht nur auf den radiären Kiemenkranz des Tieres ein.

Das Tier ist in der Röhre, die innen völlig glatt ist, frei beweglich und kann ohne die geringste Verletzung, wenn man die Röhre aufschneidet, aus derselben herausgenommen werden.

Der Laie, der die in der Röhre steckenden Tiere betrachtet, wenn sie ihre Kiemen voll entfaltet haben, glaubt zunächst Pflanzen vor sich zu haben, die an einem langen nackten Stamme (der Röhre) eine palmenartige Krone, die Kiemen tragen. Fällt das Licht von oben her in das Aquarium, so stehen die Tiere alle vertikal im Wasser und man glaubt einen Miniaturpalmenwald vor sich zu haben.

Neun, ca. 15 cm lange Exemplare von *Spirographis* wurden von Loeb auf den Boden eines Aquariums gelegt, in das nur von einer Seite her Licht fiel. Alle lagen mit der Längsachse senkrecht gegen das Fenster und acht lagen mit dem aboralen Ende gegen die Fensterseite. Zwei Tage vergingen, ohne daß eine Aenderung der Orientierung erfolgte; die Tiere hefteten zunächst das aborale Ende ihrer Röhre am Boden des Aquariums fest. Dann, im Laufe des dritten Tages, begannen sich die Röhren bei sechs von den Tieren, welche mit dem oralen Pole gegen das Zimmerende gerichtet waren, in einer nahezu horizontalen Ebene zu krümmen, wobei die Konkavität der Krümmung gegen das Fenster gerichtet war. Die beiden anderen Tiere, die ebenfalls mit dem Kopf gegen die Zimmerseite gelegen hatten, erhoben erst ihren Kopf und krümmten dann die Röhre ebenfalls konkav gegen das Fenster. Das neunte Tier, welches von vornherein mit dem Kopfe gegen das Fenster ins Aquarium gelegt war, erhob nur den Kopf ein wenig. Nach 8 Tagen waren alle so orientiert wie die Zeichnung wiedergibt (Fig. 3).

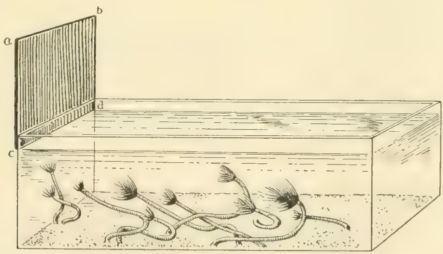


Fig. 3. Heliotropische Krümmung bei einem Röhrenwurm *Spirographis Spallanzanii*. Das Licht fällt nur von einer Seite her, unterhalb des Schirmes *a b c d* in das Aquarium. Alle Würmer krümmen sich so, daß die Symmetrieachse ihres Kiemenkranzes in die Richtung der Lichtstrahlen fällt. In dieser Richtung bleiben die Würmer dauernd, solange die Richtung der Lichtstrahlen sich nicht ändert.

Ueber zwei Monate blieb das Aquarium unverändert in derselben Stellung und die Tiere blieben auch in derselben Orientierung. Das Gemeinsame dieser Orientierung war der folgende Umstand: Die oralen Pole aller Tiere war zur Lichtquelle gewendet und das Tier krümmte eine Röhre so lange, bis die Achse eines Kiemenkranzes in die Richtung der Lichtstrahlen fiel. Dann wurde das Aquarium um 180^{0} gedreht, so daß nunmehr plötzlich die Köpfe aller Tiere gegen die Zimmerseite gedreht waren. Bereits nach 24 Stunden be-

gannen die Tiere ihre Röhre so zu biegen, daß die Kiemen wieder dem Fenster zugekehrt wurden (Fig. 4). Es war zugleich auch mittels eines Schirmes a, b, c, d so eingerichtet worden, daß die Lichtstrahlen nahe dem Boden des Aquariums und fast horizontal einfielen. Die Tiere stellten sich im Laufe der ersten 48 Stunden so ein, daß ihre Köpfe zur Lichtsquelle gerichtet waren und die Symmetrieachse ihrer Kiemen in die Richtung der Strahlen fiel (Loeb, 76).

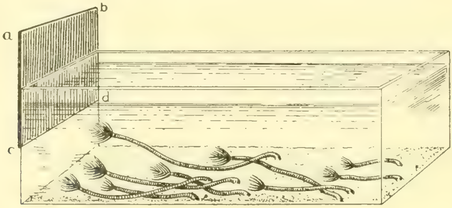


Fig. 4. Dieselben Würmer wie in Fig. 3, nachdem das Aquarium um 180° gedreht war.

Als zweites Beispiel diene das Verhalten eines anderen Röhrenwurmes, *Serpula uncinata*, der in einer starren Röhre, vermutlich von $CaCO_3$, lebt. Die Tiere leben in Kolonien von zusammengewachsenen Röhren, die alle gerade und parallel sind und in natürlichem Zustande vertikal im Meere stehen. Der in der Röhre freibewegliche Wurm steckt nur den oralen Kiemenkranz aus der Röhre hervor. Loeb legte eine Kolonie solcher Würmer horizontal ins Aquarium, in welches das Licht von oben einfiel. Man konnte nun sehen, daß die Würmer ihre Tentakel aufwärts gegen das Licht richteten (Fig. 5), so daß die Symmetrieachse der Kiemen so viel wie möglich in die Richtung der Lichtstrahlen fiel. Bei *Serpula* wird das Material, aus dem die Röhre gebaut ist, ebenfalls vom Tiere sezer-



Fig. 5. Heliotropische Krümmung bei *Serpula uncinata*. Die Kolonie wurde horizontal ins Aquarium gelegt; das Licht fiel in der Richtung des Pfeiles *c d* von oben auf die Tiere. Der neu zuwachsende Teil der Spitze der Röhren krümmte sich nach oben in der Richtung des Lichtes.

niert und die Röhre wächst dadurch in die Länge, daß neues Material am oralen Ende der Röhre zugeführt wird. Als nun in der auf die Seite gelegten Kolonie der Zuwachs in der Röhre sichtbar wurde, zeigte es sich, daß das neugebildete Ende der Röhre immer mit der Richtung der alten Röhre einen rechten Winkel bildete, und zwar war das freie Ende nach oben gerichtet. Keine Röhre wuchs in der alten Richtung weiter. Auch hier handelt es sich also darum, daß,

wenn der Kiemenkranz nur von einer Seite her beleuchtet wird, auf der beleuchteten Seite uns einstweilen unbekannte photochemische Veränderungen entstehen, welche in den mit dieser Seite durch Nerven verbundenen Muskeln einen stärkeren Kontraktionszustand hervorrufen.

Als drittes Beispiel sollen die Polypen von *Eudendrium* in Woods Hole dienen. Bringt man einen Stamm von *Eudendrium*, der zahlreiche Polypen enthält, ins Aquarium, so bilden sich nach einigen Tagen neue Polypen, und sobald das geschehen ist, fangen die Stengel der Polypen in der unmittelbar unter den Polypen gelegenen Region an zu wachsen. Wenn um diese Zeit der Stamm einer einseitigen Beleuchtung ausgesetzt wird, so krümmt sich die Stelle des Stammes, auf der der Polyp sitzt und welche der Wachstumsregion entspricht, konkav gegen die Lichtquelle, und diese Krümmung schreitet so lange fort, bis die symmetrischen Punkte des Polypen überall unter dem gleichen Winkel vom Lichte getroffen werden. Sobald diese Orientierung erreicht ist, wächst der Stamm mit dem Polypen geradlinig in der Richtung der Lichtstrahlen weiter. Fig. 6 und 7 sind nach der Natur gezeichnete Beispiele: die Pfeile deuten die



Fig. 6. Heliotropismen bei einem Hydroidpolypen *(Eudendrium)*. Die Polypen wachsen alle aufrecht in der durch den Pfeil angedeuteten Richtung der Lichtstrahlen.

Richtung der Lichtstrahlen an (Loeb, 85 a, 7).

Bei diesen Tieren läßt sich zeigen, daß das Licht zunächst die Kontraktion des Protoplasmas am beweglichen Stiele des Polypen auf der Lichtseite herbeiführt, wodurch derselbe gegen das Licht gewendet wird. Die Wachstumsvorgänge haben direkt nichts mit der heliotropischen Krümmung zu tun. Loeb hat



Fig. 7. Heliotropische Krümmung bei einem Hydroidpolypen *(Eudendrium)*. Das Licht fällt seitlich, in der Richtung des Pfeiles ins Aquarium.

im Anschluß an diese Beobachtungen darauf hingewiesen, daß auch vielleicht bei Pflanzen die Beeinflussung des Wachstums keine direkte, sondern immer eine indirekte Lichtwirkung sei, und daß auch hier die direkte Lichtwirkung in einer Aenderung des Kontraktionszustandes des Protoplasmas besteht; dieser „Kontraktionszustand“ des Protoplasmas mag aber nur der Ausdruck einer Zustandsänderung der Kolloide sein.

Wir haben erwähnt, daß die heliotropischen Krümmungen der Pflanzenstengel wesentlich oder rasch nur hinter einem blauen Schirme ablaufen, während sie hinter einem roten Schirm nicht so schön zu demonstrieren sind. Ganz das gleiche konnte LOEB für die heliotropischen Krümmungen bei *Eudendrium* zeigen. Hinter einem roten Schirm treten die heliotropischen Krümmungen bei *Eudendrium* gar nicht oder sehr langsam ein, während sie hinter einem blauen Schirm beinahe ebenso rasch eintreten wie in gemischtem Lichte (85 a).

Diese Tatsachen mögen ausreichen, um zu zeigen, daß die heliotropischen Krümmungen von Tieren mit denen der Pflanzen identisch sind. LOEB konnte aber auch an einem sehr schlagenden Beispiel zeigen, daß die heliotropischen Progressivbewegungen freibeweglicher und die heliotropischen Krümmungen festsitzender Tiere dieselbe physiologische Wurzel haben und deshalb identifiziert werden dürfen. *Eudendrium* hat eine bewimperte freischwimmende Larve, welche positiv heliotropisch ist und wie die früher geschilderten Raupen zur Lichtseite des Aquariums schwimmt. Diese Larve setzt sich dann fest und im Laufe der nächsten 24 Stunden oder später läßt sich bei seitlicher Beleuchtung bei solchen festsitzenden Larven eine Krümmung des oralen Poles gegen die Lichtquelle feststellen. Derselbe Organismus, der sich im freischwimmenden Stadium wie ein positiv heliotropisches freibewegliches Tier benimmt, benimmt sich kurz darauf, im festsitzenden Zustande, wie ein positiv heliotropischer Pflanzenstengel. Aus diesem Grunde sehen wir davon ab, die Lichtreaktionen freibeweglicher Tiere als Phototaxis von denen der festsitzenden als Phototropismus zu unterscheiden. Wir fassen alle diese Tatsachen unter dem älteren Namen Heliotropismus zusammen.

2. Theorie der heliotropischen Erscheinungen.

Drei Gruppen von Umständen treten zusammen, um die heliotropische Reaktion zu bestimmen. Die erste ist die Gegenwart photosensitiver Stoffe. Wir gehen von der durch die neuere Chemie zweifellos gemachten Tatsache aus, daß das Licht chemische Wirkungen ausübt und nehmen an, daß die Gegenwart von photosensitiven Stoffen im Auge und den übrigen lichtempfindlichen Stellen der Haut für die heliotropischen Erscheinungen verantwortlich ist. Die Arbeiten von CIAMICIAN, C. NEUBERG (94a), WOLFGANG OSTWALD (99a) u. a. haben gezeigt, daß viele organische Stoffe, namentlich in Gegenwart gewisser Metallsalze und in Gegenwart von Sauerstoff, Oxydationen und andere Umwandlungen unter dem Einfluß des Lichtes erleiden. Danach würde es in erster Linie von der Geschwindigkeit photochemischer Reaktionen abhängen, ob eine heliotropische Wirkung eintritt oder nicht; und diese Geschwindigkeit würde wieder von drei Variabeln abhängen: erstens der aktiven Masse photochemischer Substanz (der die Geschwindigkeit der Reaktion direkt proportional

ist); zweitens der Lichtintensität; drittens der Dauer der Belichtung. Hat ein Tier keine oder zu wenig photosensitive Substanz, so wird auch die stärkste Lichtintensität keine heliotropischen Wirkungen erzielen; ist das Licht zu schwach, so wird auch bei der maximalen Menge photosensitiver Substanz keine genügend starke Reaktion eintreten. Ist die Dauer der Belichtung zu kurz, so wird die Masse des Reaktionsproduktes zu klein, um eine Wirkung auszuüben.

Der zweite Umstand, der in Betracht kommt, ist die äußere Struktur der Tiere, die in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle laterale oder radiäre Symmetrie zeigt. Symmetrische Oberflächenelemente sind nun meist nicht nur morphologisch, sondern auch chemisch gleich, und wenn symmetrische Oberflächenelemente von einer Lichtquelle unter demselben Winkel getroffen werden, so ist auch der photochemische Umsatz in der Zeiteinheit in diesen Elementen der gleiche. Dieser Umstand ist für die Mechanik der heliotropischen Vorgänge von entscheidender Bedeutung.

Wenn ein bilateral-symmetrisches Tier einseitig von einer Lichtquelle getroffen wird, so ist die photochemische Reaktionsgeschwindigkeit auf dieser Seite größer als auf der anderen. Wir machen nun die Annahme, daß die heliotropische Wirkung von der Masse eines oder mehrerer bei der photochemischen Reaktion gebildeten Produkte abhängt. Dieses Produkt bewirkt eine Zustandsänderung im Nervensystem des Tieres, und die Größe dieser Aenderung variiert mit der Masse des gebildeten Reaktionsproduktes. Wenn nun ein Tier seitlich vom Licht getroffen wird, so wird eine Hälfte des Nervensystems in stärkeren „Phototonus“ geraten als die andere. Wenn bei einem solchen Tiere Impulse zu einer Lokomotion stattfinden, so wirken die Impulse nicht wie gewöhnlich auf beide Seiten des Tieres in gleicher Weise, sondern die mit beiden Hirnhälften verbundenen Muskeln werden verschieden stark arbeiten. Diese Auffassung kann sich auf eine Analogie berufen, nämlich auf die Hunde, welche eine ausgiebige Verletzung einer Hemisphäre erlitten haben. Wenn solche Tiere sich in Bewegung setzen, so haben sie die Neigung, nach der operierten Seite hin aus der geraden Linie abzuweichen. Dasselbe findet bei dem heliotropischen seitlich beleuchteten Tiere statt: Statt geradeaus zu gehen, weicht es aus der Geraden ab. Bei positiv heliotropischen Tieren ist die Energieentfaltung stärker für die Muskeln, welche den Kopf nach der Lichtquelle hinwenden und für die negativ heliotropischen ist er schwächer für diese Muskeln. Beide Klassen von Tieren werden also durch die seitliche Beleuchtung gezwungen, aus der geraden Richtung der Progressivbewegung abzuweichen. Das wird so lange dauern, bis die Symmetrieebene in die Lichtquelle fällt [1]). Dann werden symmetrische Oberflächenelemente unter gleichem Winkel von den Strahlen getroffen, die photochemische Reaktionsgeschwindigkeit ist auf beiden Seiten die gleiche und das Licht erlaubt dem Tier, sich geradlinig weiter zu bewegen. — Wir haben hier nur von der Alteration des Zustandes des N e r v e n s y s t e m s infolge der photochemischen Reaktion gesprochen; die Alteration kann natürlich auch das Muskelsystem mit ergreifen. — Bei niederen Formen, wie bei Hydroidpolypen und Pflanzen, kann vielleicht die Wirkung der photochemischen Reaktionsprodukte sich direkt auf die kontrak-

---

1) Vorausgesetzt, daß nur eine Lichtquelle vorhanden ist.

tilen Elemente, ohne Vermittlung von Leitungsfasern (Nerven) erstrecken. Es ist aber möglich, daß der Ort der Erregung und der Ort der Kontraktion auch bei Pflanzen getrennt und durch leitende Elemente verbunden sind.

Man sieht hier, daß der heliotropische Erfolg des Lichtes außer von der aktiven Masse photosensitiver Substanz, der Lichtintensität und der Dauer der Belichtung noch von einer vierten Variabeln, der Empfindlichkeit des Nervmuskelsystemes gegen die Reaktionsprodukte der Lichtwirkung abhängt. Daß dabei die Temperatur wie für alle chemischen Reaktionen in Betracht kommt, hat Loeb schon früher gezeigt.

Durch das Gesagte wird es verständlich, daß freibewegliche, positiv heliotropische Tiere, wenn sie an der Fensterseite des Gefäßes ankommen, wo ihrer Progressivbewegung eine Grenze gesetzt ist, oft keine bestimmte Einstellung gegen das Licht zeigen, während dieselbe bei den Progressivbewegungen scharf hervortritt. Bei dem einseitig im Großhirn operierten Hunde tritt die Tendenz, sich nach der operierten Seite zu drehen, meist auch nur dann erst hervor, wenn das Tier Progressivbewegungen ausführt. Bei unserer mangelhaften Kenntnis dessen, was wir als Tonus bezeichnen, können wir einstweilen keine physiologisch-chemische Erklärung hierfür geben. Bei ausgiebigen Verletzungen einer Hemisphäre kann aber auch beim ruhenden Tiere eine Krümmung der Wirbelsäule im angegebenen Sinne vorhanden sein.

Eine dritte Gruppe von Umständen, die hier in Betracht kommt, ist die segmentale Struktur des Tieres. Gewöhnlich ist die heliotropische Empfindlichkeit des Kopfsegmentes größer als die der übrigen Segmente. Die übrigen Segmente sind aber so mit dem Kopfsegment verbunden, daß die im Kopfsegment hervorgebrachten Zustandsänderungen sich auf sie fortleiten.

Es lassen sich nun aus dieser Skizze eine Reihe Variationen in den heliotropischen Reaktionen leicht verstehen. Wenn heliotropische Tiere starkem Licht ausgesetzt sind, so gehen sie in ziemlich gerader Linie zur Lichtquelle, soweit das mit den Unvollkommenheiten ihres motorischen Apparates verträglich ist. Ist die Lichtintensität aber gering, so gehen sie nicht geradlinig zur Lichtquelle, gelangen aber schließlich doch an die Lichtseite des Gefäßes. Nehmen wir an, daß ein positiv heliotropisches Tier seitlich vom Licht getroffen werde. Dann tritt eine mechanische Wendung des Kopfes zur Lichtquelle ein, wenn die Differenz der photochemischen Reaktionsprodukte auf beiden Seiten einen gewissen Wert übersteigt. Bei genügend hoher Lichtintensität tritt das fast momentan ein und deshalb kann ein solches Tier, wenn es einmal in die Richtung der Lichtstrahlen eingestellt ist, sich nicht aus derselben entfernen, ohne daß der Schwellenwert, der zur Drehung des Kopfes nötig ist, sofort erreicht und die Abweichung aus der heliotropischen Orientierung mechanisch korrigiert wird. Ist die Lichtintensität aber gering, so kann das Tier längere Zeit aus der geraden Richtung abweichen, ohne daß der Zwang zur richtigen Orientierung sich bemerkbar macht. Die Autoren, welche annahmen, daß zwischen beiden Fällen ein prinzipieller Unterschied besteht, begingen den Fehler, das Massenwirkungsgesetz außer acht zu lassen.

Die Richtigkeit dieser Auffassung wird nun nicht nur durch physiologisch-chemische Versuche, sondern auch durch quantitative

Versuche an Pflanzen bewiesen. Was die physikalisch-chemischen Daten anbetrifft, so finden BUNSEN und ROSCOE bei ihren photochemischen Untersuchungen, „daß innerhalb sehr weiter Grenzen gleichen Produkten aus Intensität und Insolationsdauer gleiche Schwärzungen auf Chlorsilberpapier von gleicher Sensibilität entsprechen“. Wenn nun der Unterschied in der Masse des photochemischen Reaktionsproduktes auf beiden Seiten des einseitig beleuchteten Tieres einen gewissen minimalen Wert erreichen muß, um das Tier zu zwingen, seinen Kopf der Lichtquelle zuzudrehen, so ist es nach den Gesetzen von BUNSEN und ROSCOE klar, daß die hierzu erforderliche Zeit um so größer sein muß, je kleiner die Lichtintensität ist. Man sieht also, daß unter der Annahme der Gültigkeit dieses Gesetzes für die heliotropischen Reaktionen die heliotropischen Tiere sich bei starkem Licht viel geradliniger auf die Lichtquelle hin bewegen müssen als bei schwachem Licht.

Es fragt sich nun, ob wir das BUNSEN-ROSCOEsche Gesetz auf die heliotropischen Reaktionen anwenden dürfen? Das ist aber der Fall, wie zwei Autoren, FRÖSCHEL (49) und BLAAUW (21), unabhängig voneinander gefunden haben. Diese Autoren messen die Zeit, welche bei verschiedenen Lichtintensitäten nötig ist, um eben heliotropische Krümmungen hervorzurufen. Als Versuchsobjekt dienten in den Versuchen von BLAAUW etiolierte Keimlinge von *Avena sativa* sowie die Fruchtträger von *Pycomyces*. BLAAUW fand, daß das Produkt aus der Lichtstärke mit der zur Erzeugung der heliotropischen Krümmung bei *Avena* nötigen Zeit stets dasselbe war, daß also mit anderen Worten das BUNSEN-ROSCOEsche Gesetz auch für heliotropische Reaktionen gültig ist. Als Beleg diene folgende Tabelle von BLAAUW, welche für die *Avena*-Keimlinge die zur Hervorrufung heliotropischer Krümmungen nötige Belichtungsdauer für verschiedene Lichtintensitäten (gemessen in Meter-Kerzen) angibt.

Das Produkt der Belichtungsdauer in Meter-Kerzen-Sekunden ist in der dritten Reihe enthalten (Meter-Kerzen-Sekunden) und ist nahezu eine Konstante.

I Belichtungsdauer	II Meter-Kerzen	III Meter-Kerzen Sekunden	I Belichtungsdauer	II Meter-Kerzen	III Meter-Kerzen Sekunden
43 Std.	0,00017	26,3	25 Sek.	1,0998	27,5
13 „	0,000439	20,6	8 „	3,02813	24,2
10 „	0,000609	21,9	4 „	5,456	21,8
6 „	0,000855	18,6	2 „	8,453	16,9
3 „	0,001769	19,1	1 „	18,94	18,9
100 Min.	0,002706	16,2	$^2/_5$ „	45,05	18,0
60 „	0,004773	17,2	$^2/_{25}$ „	308,7	24,7
30 „	0,01018	18,3	$^1/_{25}$ „	511,4	20,5
20 „	0,01640	19,7	$^1/_{55}$ „	1 255	22,8
15 „	0,0249	22,4	$^1/_{100}$ „	1 902	19,0
8 „	0,0498	23,9	$^1/_{400}$ „	7 905	19,8
4 „	0,0898	21,6	$^1/_{800}$ „	13 094	16,4
40 Sek.	0,6156	24,8	$^1/_{1000}$ „	26 520	26,5

FRÖSCHEL fand für Keimlinge von *Lepidium sativum* genau dasselbe Gesetz, nämlich, „daß das Produkt aus Lichtintensität und Reizdauer stets den gleichen Wert haben muß, um noch eben merkliche Reaktionen zu erzielen“.

Für den tierischen Heliotropismus ist noch keine ähnliche Untersuchung angestellt. Aber Blaauw weist mit Recht darauf hin, daß Bloch bei Belichtungszeiten von 0,00173 Sekunden bis 0,0518 Sekunden für die Schwellen der Lichtperzeption fand, daß die Zeit im umgekehrten Verhältnis zu der Lichtstärke steht. Dieses Resultat wurde von Charpentier bestätigt.

In allen diesen Daten sehen wir nicht nur eine Bestätigung unserer Annahme, daß photochemische Prozesse den heliotropischen Erscheinungen zugrunde liegen, sondern auch der weiteren Annahme, daß auch die Unterschiede des Verhaltens positiv heliotropischer Tiere in starkem und schwachem Licht nur der Ausdruck des Massenwirkungsgesetzes sind.

Es gibt Tiere, welche nicht stetig, sondern nur sprungweise sich fortbewegen. Dahin gehören z. B. Süßwasser-Copepoden, *Corethra*-Larven u. a. Bei solchen Tieren findet kein geradliniges Schwimmen zur Lichtquelle hin statt. Die Sprungbewegungen führen solche Tiere, wenn sie positiv heliotropisch sind, aber doch zur Lichtseite des Gefäßes, weil bei seitlicher Beleuchtung die Energieentwicklung auf beiden Seiten des Körpers nicht gleichmäßig ausfällt, sondern stärker in derjenigen Muskelgruppe, welche den Kopf und den Rest des Körpers zur Lichtquelle wendet. Wie bei dem Hunde mit einseitiger Verletzung des Großhirns braucht sich die Tendenz zur Drehung im Ruhezustand nicht kundzugeben und es braucht beim stillstehenden Tier nicht zu einer bestimmten Einstellung gegen die Lichtquelle zu kommen. Sobald aber eine Innervation zur Progressivbewegung bei seitlicher Beleuchtung des Tieres gegeben wird, fließen die Impulse den symmetrischen Muskeln auf beiden Seiten nicht gleichmäßig zu, sondern ungleichmäßig, und zwar denjenigen stärker, deren Tätigkeit den Kopf der Lichtquelle zuwendet oder das Tier der Lichtquelle zuführt.

Es gibt Tiere, welche seitwärts sich fortbewegen oder auf dem Rücken schwimmen. Wie gestaltet sich die heliotropische Bewegung bei solchen Tieren? Lyon beobachtete, daß die Larven von *Palaemonetes* auf dem Rücken liegend mit dem Schwanzende voran zur Lichtquelle schwimmen (88). Hier ist die Rückenlage und das Voranschwimmen mit dem Schwanzende die natürliche Lokomotion. Wie sich die Zwangsbewegungen mäßigen Grades auch bei den einseitig im Großhirn verletzten Tieren erst bei der Lokomotion zeigen, so auch die orientierende Wirkung des Lichtes bei den Larven von *Palaemonetes*. Wird das Tier seitlich vom Licht getroffen, so tritt eine phototonische Zustandsänderung des Nervensystems derart ein, daß auf dieselbe Innervation hin die Muskeln, welche das Tier mit dem Schwanzende zur Lichtquelle wenden, stärker arbeiten als ihre Antagonisten. So wird das Tier zweckmäßig mit der Medianebene in die Richtung der Lichtstrahlen getrieben. Ist es einmal symmetrisch mit dem Schwanzende gegen die Lichtquelle eingestellt, so sind die photochemischen Wirkungen auf beiden Seiten des Tieres die gleichen und das Tier schwimmt zur Lichtquelle.

Holmes (66) hat beobachtet, daß eine positiv heliotropische Krabbe seitwärts zur Lichtquelle geht. Bei den seitwärts sich fortbewegenden Krabben ist die Zuordnung der Beine und Lokomotionsmuskeln zur Retina vermutlich eine völlig andere wie bei den mit Tieren mit symmetrischem Lokomotionsmechanismus. Jedes der beiden Augen

muß hier als ein Cyclopenauge betrachtet werden, dessen vordere und hintere Hälfte der rechten und linken Hälfte bei dem gewöhnlichen Cyclopenauge entsprechen. In gleicher Weise ist die Zuordnung der Beine zu diesen beiden Retinahälften modifiziert. Mit diesen Annahmen, die nicht ad hoc gemacht sind, sondern aus der normalen Lokomotion der Tiere sich ableiten lassen, ist die scheinbare Ausnahme dieses Falles von der Regel beseitigt.

Von besonderem Interesse für die Theorie sind Versuche über die Wirkung des Schwärzens eines Auges bei Arthropoden. Holmes fand zuerst, daß positiv heliotropische Wasseramphipoden (*Hyallela*), wenn eine Cornea durch Schwärzen undurchsichtig gemacht war, sich um eine Lichtquelle im Kreise bewegen derart, daß stets das nicht geschwärzte, normale Auge der Lichtquelle zugedreht ist. Eine ähnliche Beobachtung machte G. H. Parker bei einem positiv heliotropischen Schmetterling, *Vanessa antiopa.* „Wenn das rechte Auge bedeckt war, so krochen oder flogen die Insekten mit der linken Seite gegen das Zentrum; das Umgekehrte fand statt, wenn das andere Auge allein geschwärzt war" (106).

Rádl hat dieselbe Beobachtung bei einer Fliege (*Dexia*) gemacht (117).

Die Erklärung liegt wohl darin, daß das Schwärzen eines Auges das Tier in denselben Zustand bringt, wie Entfernung oder Schädigung einer Gehirnhälfte. Loeb hatte nämlich schon früher beobachtet, daß, wenn man einer Stubenfliege die linke Gehirnhälfte exstirpiert, die Fliege bei ihren Progressivbewegungen nicht mehr gerade aus geht, sondern die Tendenz, hat sich im Kreise zu bewegen, wobei die unverletzte Seite gegen das Zentrum gewendet ist (75).

Diese Tatsachen stützen die hier vorgetragene Theorie der Lichtwirkung, nämlich, daß seitliche Beleuchtung bei niederen Tieren ähnlich wirkt wie die einseitige Großhirnverletzung beim Hunde. Strömen die Innervationen beiden Körperhälften gleichmäßig zu, wie das bei der normalen Progressivbewegung der Fall ist, so arbeiten die Muskeln, die mit der verletzten Großhirnhälfte in gewisser Weise verbunden sind, schwächer als die der anderen Seite und es kommt zur Drehung. Die Versuche mit Schwärzung eines Auges bei Arthropoden und der Operationsversuch von Loeb an der Stubenfliege liefern den direkten Beweis für die Richtigkeit dieser Anschauung.

Daß bei Wirbeltieren die Schwärzung eines Auges nicht so wirkt wie bei den Wirbellosen, dürfte wohl daran liegen, daß jedes der beiden Augen bei Wirbeltieren mit beiden Großhirnhemisphären zusammenhängt, während bei Insekten im allgemeinen wohl ein Auge nur mit einer Hirnhälfte zusammenhängt.

Es gibt aber auch Fälle, in denen bei freischwimmenden Tieren auch dann eine Orientierung zur Lichtquelle eintritt, wenn das Tier ruht. Rádl hat bei Cladoceren gezeigt, daß ihre Augen zur Lichtquelle eine feste Einstellung behalten wie auch die Körperstellung wechselte. „Die Cladoceren haben bekanntlich ein großes, kugeliges, zusammengesetztes Auge, an welchem mehr oder weniger deutlich die Zusammensetzung von zwei Augen bemerkbar ist. Dieses Auge ist in einem Hohlraume des Kopfes drehbar: Wenn man eine Daphnie auf dem Objektträger durch ein daraufgelegtes, etwas unterstütztes Deckgläschen fixiert und das Auge derselben unter dem Mikroskope betrachtet, so findet man, daß dasselbe einerseits fortwährend zitternde

Bewegungen macht, andererseits, je nach der Lage des Tieres zum Fenster, verschieden gegen den Kopf des Tieres orientiert ist. Man überzeugt sich davon am leichtesten, wenn man die *Daphnia* unter dem Mikroskop um ihr Auge als Achse dreht: Das Auge sucht dabei festzustehen, während der Körper der Drehung folgt.“ Aendert man die Stellung der Lichtquelle, so ändert sich auch die Stellung des Auges gegen den fixierten Körper. (RÁDL, 117.)

W. F. EWALD (47) hat diese Versuche bestätigt und erweitert. Er behauptet aber, daß „zur Erklärung der Orientierung nichts für die Annahme besonderer Richtungswirkungen des Lichtes spricht, wie LOEB für ganz einfach organisierte Formen annehmen zu müssen glaubt“. Es scheint mir, daß die Tatsachen dieser Auffassung EWALDS widersprechen.

Während in dieser Skizze angenommen wurde, daß die unmittelbare Wirkung des Lichtes in diesen Versuchen eine chemische ist, hat RÁDL in einer Reihe sehr lesenswerter Schriften die Ansicht ausgesprochen, daß es sich hier um eine andere Wirkung des Lichtes, nämlich den Lichtdruck, handele (118).

Die Ansicht stimmt mit derjenigen überein, welche LOEB in seinen ersten Arbeiten ausgesprochen hatte, worin er der Richtung, in welcher die Strahlen das lebende Gebilde treffen, die wesentlich orientierende Wirkung zuschrieb (74); die Theorie des Lichtdruckes war damals noch nicht aufgestellt. Da aber der Lichtdruck von der Wellenlänge unabhängig ist, das gleiche aber nicht für die heliotropischen Wirkungen der Fall ist, ist LOEB von dieser Ansicht zurückgekommen. Er möchte aber nicht behaupten, daß dieselbe definitiv widerlegt ist; das wird erst dann der Fall sein, wenn der Nachweis geführt ist, daß die verschiedenen Stellen des Spektrums dann die gleiche heliotropische Wirksamkeit haben, wenn ihre kinetische Energie die gleiche ist. Diese letztere Voraussetzung ist bei den bisherigen Spektralversuchen nicht genau erfüllt, am nächsten kommen bis jetzt diesem Postulat die Versuche von LOEB und MAXWELL (85) mit dem Gitterspektrum an Daphnien. Diese Versuche waren aber der Ansicht von RÁDL nicht günstig. Es ist deshalb wahrscheinlicher, daß das Massenwirkungsgesetz die Grundlage der heliotropischen Erscheinungen bilden muß, wie das LOEB seit einer Reihe von Jahren für alle Tropismen angenommen hat (LOEB, 7).

3. Die Sensitivierung von Tieren gegen die heliotropische Lichtwirkung.

Der Heliotropismus ist im Tierreich sehr weit verbreitet und vielleicht hier ebenso allgemein wie bei Pflanzen. Allein man wird bei dem Suchen nach passendem heliotropischen Material bald die Erfahrung machen, daß eine Tierform meist nur auf einer bestimmten Entwicklungsstufe oder unter bestimmten Bedingungen heliotropisch ist. Einige Beispiele hierfür sollen angeführt werden. Die Raupen von *Porthesia chrysorrhoea* sind nur dann stark positiv heliotropisch, wenn sie gerade aus dem Nest, in dem sie überwintern, ausschlüpfen und sie behalten den Heliotropismus nur so lange, als sie nicht gefüttert werden. Füttert man sie, so verlieren sie den ausgesprochenen Heliotropismus für immer (75). (Vielleicht ist die durch die Fütterung bedingte Häutung die Ursache dieser Aenderung.) Die freischwimmenden Larven der meisten Seetiere haben ein Stadium, in dem sie heliotropisch sind, während in anderen Stadien bei ihnen von Heliotropismus kaum die Rede ist, z. B. die *Polygordius*-Larven, die Seeigel-

larven etc. Auch die Larven vieler Fische zeigen Heliotropismus (Loeb, Hess), während beim erwachsenen Fisch meist nichts dergleichen zu bemerken ist. Bei den Ameisen konnte Loeb positiven Heliotropismus nur bei den Männchen und Weibchen nachweisen, und auch hier nur deutlich zur Zeit der Geschlechtsreife, während bei den Arbeiterinnen kein Heliotropismus nachweisbar ist (75). Die Aphiden sind nur deutlich heliotropisch, wenn sie Flügel besitzen und von der Pflanze fortgeflogen sind usf. (75).

Loeb hat den Eindruck gewonnen, daß die pflanzenfressenden Tierlarven oder Tiere mehr Neigung zu positivem Heliotropismus zeigen als die fleischfressenden. Es ist ferner eine häufige Erscheinung, daß bei Tieren in demselben Entwicklungsstadium positiver Heliotropismus bald nachweisbar ist und bald wieder nicht. Wie sind alle diese Tatsachen zu erklären? Die Antwort darauf dürfte lauten, daß der Heliotropismus in letzter Instanz eine photochemische Erscheinung ist. Wie bei allen chemischen Prozessen ist die Reaktionsgeschwindigkeit die allgemeinste Variable. Ist ein Tier in einem Entwicklungszustand sehr stark heliotropisch, in einem anderen Entwicklungszustand dagegen nicht, so kann dieser Umstand entweder daher rühren, daß im ersteren Zustand die aktive Masse der photochemischen Substanz relativ groß, im letzteren sehr klein oder Null ist, oder er kann daher rühren, daß die Empfindlichkeit der nervösen Organe gegen die Endprodukte der chemischen Reaktion verschieden groß ist. Eine größere photochemische Reaktionsgeschwindigkeit ist erforderlich, wenn die nervöse Empfindlichkeit gegen die Endprodukte der Reaktion klein, als wenn dieselbe groß ist.

Diese Ansicht läßt sich nun dadurch stützen, daß es durch bestimmte Stoffe gelingt, solche Tiere, bei denen die heliotropische Empfindlichkeit schwankt, gegen Licht zu sensitivieren und stark positiv heliotropisch zu machen. Das ist Loeb bei Süßwasserorganismen, Daphnien (namentlich jungen), Copepoden, *Gammarus* und einer Alge (*Volvox*) gelungen. Die Mittel der Sensitivierung waren Säuren, namentlich CO_2, Alkohole und Temperaturerniedrigung (82, 84).

Hat man junge Daphnien in einer Schale mit etwa 50 ccm Wasser, so findet man oft, daß nur ein Teil der Tiere sich an der Fensterseite des Gefäßes sammelt, während der Rest entweder unregelmäßig zerstreut ist und einige negativ heliotropisch sind. Man kann nun alle diese Organismen stark positiv heliotropisch machen, wenn man etwas Säure, insbesondere CO_2, zusetzt. Man verfährt gewöhnlich so, daß man etwa 8 ccm kohlensäurehaltiges Mineralwasser langsam zu 50 ccm Wasser, in dem die Tiere sich befinden, zufügt, manchmal etwas mehr, manchmal etwas weniger. Man sieht dann, wie ein Tier nach dem anderen in wenigen Minuten positiv heliotropisch wird. Die Geschwindigkeit, mit der die Umwandlung vor sich geht, hängt von der Temperatur ab, und zwar wird merkwürdigerweise die Erregung von positivem Heliotropismus durch eine niedrige Temperatur bei Daphnien (aber nicht bei Copepoden) begünstigt. Bereits früher hatte Loeb bei den Larven von *Polygordius* und bei marinen Copepoden beobachtet, daß Temperaturerniedrigung dieselben positiv heliotropisch macht (78). Auch bei Daphnien begünstigt Temperaturerniedrigung die Entstehung von positivem Heliotropismus. Man kann ferner zeigen, daß bei niedriger Temperatur heliotropisch indifferente

Daphnien weniger Kohlensäure erfordern, um positiv heliotropisch zu werden als bei höherer Temperatur.

Diese Wirkung der Temperaturherabsetzung konnte Loeb aber bei Süßwassercopepoden, bei *Gammarus* und bei *Volvox*, nicht nachweisen.

Der durch CO_2 induzierte positive Heliotropismus dauert bei Daphnien und Copepoden etwa 10—50 Minuten und läßt sich dann durch erneuten Zusatz von CO_2 wieder induzieren. Man kann auf diese Weise sich Tiere von dem ausgesprochensten positiven Heliotropismus herstellen. Bei Gammaren dauert der durch Säure erregte positive Heliotropismus nur ein Paar Sekunden, die Tiere werden bald darauf betäubt.

Loeb hat später quantitative Versuche über die zur Erzeugung von positivem Heliotropismus bei Daphnien und Copepoden nötige Konzentration verschiedener Säuren und Alkohole gemacht (84). Die folgende Tabelle gibt die minimale Konzentration für die Erregung von positivem Heliotropismus bei Copepoden für verschiedene Säuren und Alkohole:

Ameisensäure	0,006	N
Essigsäure	0,006	„
Propionsäure	0,005	„
Buttersäure	0,004	„
Valeriansäure	0,004	„
Capronsäure	0,0019	„
Aethylalkohol	0,19	„
Propylalkohol	0,54	„
Normaler Butylalkohol	0,019	„
Amylalkohol	0,011	„

Man sieht, daß die Wirksamkeit der Alkohole sehr rasch mit steigender Zahl der Kohlenstoffatome zunimmt, während bei den Säuren der Zuwachs nur eben merklich ist. Die Folge ist, daß, während die niedrigen Alkohole viel weniger wirksam sind als die korrespondierenden Fettsäuren, bei den höheren Gliedern dieser Unterschied verschwindet.

Während indifferente und sogar negativ heliotropische Exemplare dieser Organismen durch Säuren positiv heliotropisch gemacht werden, werden die Individuen, welche schon vorher positiv waren, nur noch stärker positiv. Diese Entwicklungserregung von positivem Heliotropismus bei Süßwassercrustaceen, namentlich Daphnien und Copepoden, ist ein außerordentlich schöner Demonstrationsversuch, wenn man als Säure CO_2 benützt. Bei den anderen Säuren machen sich die Wirkungen der Wasserstoffionen in der äußeren Lösung stark geltend, während bei CO_2 die Wasserstoffionen in der äußeren Lösung wegen der geringen Dissoziation dieser Säure keine deutliche Nebenwirkung ausüben und nur die in die Gewebe eindringenden Moleküle zur Wirkung gelangen.

Was die Theorie dieser Wirkungen betrifft, so sind zwei Möglichkeiten vorhanden. Entweder wirkt die Säure auf die Geschwindigkeit der photochemischen Reaktion; sie könnte hier katalytisch wirken, d. h. die aktive Masse vermehren. Auf diese Weise hat Stieglitz die Beschleunigung der Esterkatalyse durch Säuren erklärt. Dagegen spricht anscheinend der Umstand, daß die Temperaturerniedrigung die Säurewirkung befördert. Aber der letztere Umstand könnte da-

durch erklärt werden, daß die photosensitive Substanz auch im Dunkeln rasch zerfällt, und daß daher die Temperaturerniedrigung die aktive Masse derselben dadurch erhöht, daß sie dieselbe vor dem Zerfall schützt. Eine zweite Möglichkeit wäre die, daß Säure wie Temperaturherabsetzung die Empfindlichkeit des Zentralnervensystems gegen die Reaktionsprodukte der photochemischen Substanz erhöhen.

Bei gewissen Tieren besteht nur eine Art von Heliotropismus, positiver oder negativer. Bei einer Minderzahl von Tieren läßt sich der Sinn des Heliotropismus umwandeln. Larven von *Polygordius*, die positiv heliotropisch waren, konnten durch vorsichtiges Erwärmen (bis zu 29°) negativ heliotropisch gemacht werden und vice versa (Loeb).

Bei denselben Formen (und außerdem bei marinen Copepoden) wurde negativer Heliotropismus dadurch induziert, daß man die Konzentration des Seewassers verminderte (30—60 ccm H_2O zu 100 ccm Seewasser). Durch Konzentrationserhöhung des Seewassers (1 g NaCl zu 100 ccm Seewasser, oder eine osmotisch äquivalente Menge irgendeines Stoffes, gleichviel, ob Salze oder Zucker) konnten die Tiere positiv heliotropisch gemacht werden (78).

Frl. Towle fand, daß *Cypridopsis*, eine Ostracode, durch Erschütterung positiv heliotropisch gemacht werden kann. Die umgekehrte Wirkung konnte nicht hervorgerufen werden (125). Loeb fand, daß *Gammarus* durch Erschütterung vorübergehend negativ heliotropisch wird. Holmes beobachtete, daß Landamphipoden positiv, die im Wasser lebenden Amphipoden negativ heliotropisch sind (66). Er fand, daß, wenn man *Orchestia*, eine Landamphipode, ins Wasser bringt, dieselbe negativ heliotropisch wird.

Wir können es nun auch verstehen, daß bei manchen Formen sich dieser Wechsel im Sinne des Heliotropismus „spontan" vollzieht, d. h. daß die Stoffwechselvorgänge im Tiere die Bedingungen zur Aenderung im Sinne des Heliotropismus liefern.

Die ausschlüpfenden Larven von *Balanus perforatus* sind positiv heliotropisch; nach einigen Minuten, Stunden oder Tagen werden sie negativ, oft ohne bestimmt nachweisbare äußere Ursache. Gegen Lampenlicht scheinen sie aber dauernd positiv heliotropisch zu bleiben. Die Larven von *Limulus polyphemus* sind nach dem Ausschlüpfen zuerst positiv heliotropisch, während sie in späteren Entwicklungsstadien negativ heliotropisch werden, usf.

Was nun den Mechanismus der Aenderung von positivem Heliotropismus zu negativem betrifft, so hat Smith (122) die Vermutung ausgesprochen, daß die Pigmentverschiebung in der Retina unter dem Einflusse des Lichtes die Aenderungen im Sinne des Heliotropismus bei *Gammarus annulatus* bestimmt. Parker hatte nämlich bei *Gammarus* gezeigt, daß das Retinapigment im „Dunkelauge" in den distalen und proximalen Enden der Retinazellen angehäuft ist, und daß auf diese Weise das Rhabdom der Wirkung des von dem akzessorischen Pigment reflektierten Lichtes ausgesetzt ist. Im „Lichtauge" ist das Rhabdom vom Retinapigment umgeben und das akzessorische Pigment kann nicht länger als ein Reflektor wirken. Die Wanderung des Pigmentes von dem Zustand im Dunkelauge zu dem im „Hellauge" ist sehr langsam; sie vollzieht sich in etwa 1 Stunde; wobei der größere Teil der Wirkung allerdings in die ersten 15 Minuten fällt. Smith fand nun, daß, wenn *Gammarus annulatus* aus dem

Dunkeln genommen und einem konstanten Licht von 30—110 Kerzenmeter ausgesetzt werden, die Tiere in den ersten 10 Minuten entweder indifferent oder nur sehr schwach negativ oder positiv heliotropisch waren. Dieser Zustand aber weicht rasch einem deutlichen positiven Heliotropismus, der in 1 Stunde sein Maximum erreicht. Er nimmt nun an, daß die retinale Pigmentwanderung wahrscheinlich diese Aenderung im Sinne des Heliotropismus induziert. Während dieser Schluß für den hier angeführten Fall zutreffen mag, ist es doch zweifelhaft, ob er allgemein auf die Fälle der Aenderungen im Sinne des Heliotropismuses angewendet werden kann. Bei der Erregung von positivem Heliotropismus durch Säure oder bei der Induktion vom negativem Heliotropismus durch mechanische Erschütterung bei *Gammarus* ist der Umschlag so plötzlich, daß die relativ langsamen Wanderungen des Retinapigmentes für die Erklärung nicht in Betracht kommen können [1]).

Es wird oft stillschweigend angenommen, daß im starken Licht die Tiere negativ, im schwachen dagegen positiv heliotropisch sind. Diese Behauptung ist sicher übertrieben. Erstens ist zu berücksichtigen, daß es sich um eine indirekte Wirkung handeln kann. Bei Algen ist z. B. die assimilierende Tätigkeit in starkem Lichte so groß, daß dadurch der Säuregehalt des Wassers erheblich verringert werden kann; dabei könnte der positive Heliotropismus vermindert werden. Ich selbst habe im allgemeinen gefunden, daß positiv heliotropische Larven von *Chrysorrhoea*, ferner Blattläuse und Insekten im allgemeinen, wenn sie überhaupt positiv heliotropisch sind, es gegen Licht jeder Intensität sind. PARKER (106) fand das auch bei dem Schmetterling *Vanessa antiopa*. Bei Variationen des Lichtes von 0,5—62,5 Kerzenmeter blieb das Tier positiv heliotropisch, und auch im intensivsten Sonnenlicht blieb das Tier positiv heliotropisch.

Daß Aenderungen im Sinne des Heliotropismus unter dem Einflusse des Lichtes eintreten können, ist schon oben erwähnt, GROOM und LOEB (53) beobachteten in Neapel, daß starkes Licht die Nauplien von *Balanus perforatus* allmählich negativ machte. Die Nauplien in Kalifornien zeigten ein solches Verhalten aber nicht.

Während die Intensität des Lichtes den Sinn des Heliotropismus also sicherlich nicht so häufig ändert, wie man das nach den Behauptungen, namentlich populärer Schriftsteller, annehmen könnte, ist bei vielen Tieren ein Umstand von Bedeutung der hier Erwähnung verdient, nämlich die Größe der erleuchteten Fläche. RÁDL, PARKER und BOHN haben über diesen Gegenstand interessante Beobachtungen gemacht. PARKER konnte zeigen, daß bei *Vanessa antiopa* die Größe der beleuchteten Fläche für die Reaktion von Bedeutung ist, und daß demgegenüber die Bedeutung der Intensität zurücktreten kann. Wenn ein Zimmer an einem Ende durch ein Fenster am andern durch eine Glühlampe erleuchtet ist, und das Tier an der Stelle im Zimmer freigelassen wird, wo die Intensität beider Lichtquellen die gleiche ist, so geht die *Vanessa* stets zum Fenster (PARKER, 106). RÁDL (118) hatte schon früher ausgeführt, daß dieser Umstand vermutlich dafür verantwortlich ist, daß die positiv heliotropischen Insekten keinen Versuch machen, in die Sonne zu fliegen. Er stützt sich auf Ideen, welche

1) Ebensowenig läßt sich diese Erklärung auf die Aenderungen im Sinne des Heliotropismus bei den Schwärmsporen von Algen oder bei *Volvox* anwenden.

von NOTTHAFT 1880 und KIESEL 1894 ausgesprochen sind. Nur ein kleines kegelförmiges Bündel der Strahlen der Umgebung gerät in jedes der vielen Ommatidien, welche ein Facettenauge zusammensetzen. Ist der Scheitelwinkel dieses Kegels für ein Ommatidium 10^0, so ist er vielfach größer als das Bild der Sonne, welche Lichtstrahlen unter einem Winkel von 32' in das Ommatidium wirft. Was also dem Licht der Umgebung an Intensität abgeht, wird kompensiert durch die größere Ausdehnung der beleuchteten irdischen Flächen. PARKER bemerkt auch, daß die Indifferenz, welche *Vanessa* gegen die Unterschiede der Intensität von zwei starken Lichtquellen zeigt, mit dazu beiträgt, daß die Tiere nicht versuchen in die Sonne zu fliegen. „Für *Vanessa* ist die Sonne nur einer von Hunderten von hellen Punkten in ihrer Umgebung, und obgleich das Retinabild der Sonne intensiver sein muß, als das der übrigen leuchtenden Punkte, so reagieren die Schmetterlinge doch nicht auf diesen Unterschied der Intensität, sondern eher auf die größeren, durch die Sonne erleuchteten Flächen ihrer Umgebung. *Vanessa antiopa* bleibt am Boden, weil ihr Flug durch große beleuchtete Flächen mehr als durch kleine, aber sehr intensive wie die Sonne geleitet wird."

In die Gruppe dieser Erscheinungen gehören auch die interessanten und wichtigen Beobachtungen von BOHN an *Littorina*, z. B. *Littorina rudis* (27). BOHN fand, daß die Bewegungen dieser Tiere durch Oberflächen mit verschiedener Beleuchtung bestimmt werden. Im allgemeinen bewegten sich die Tiere auf einen schwarzen Schirm hin, sie bewegen sich von einem hellen Schirm fort. Er konnte dabei die theoretisch wichtige Tatsache feststellen, daß die anziehenden Wirkungen von schwarzen Schirmen sich wie die Kräfte in der Mechanik verbinden. Eine *Littorina*, die zwischen zwei anziehende dunkle Schirme S und S_1 (Fig. 8) gesetzt wird, wird von beiden angezogen und bewegt sich infolge dessen zwischen beiden, dem Parallelogramm der Kräfte entsprechend. Das Tier stellt sich so ein, daß beide Augen gleichmäßig erleuchtet sind.

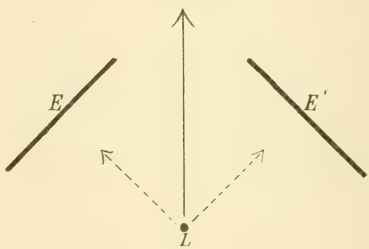


Fig. 8. Verhalten einer *Litorina L*, die zwei dunklen Schirmen E und E' ausgesetzt wird. Das Tier bewegt sich in der Richtung des Pfeiles zwischen beiden, dem Parallelogramm der Kräfte entsprechend. (Nach BOHN.)

Die theoretische Bedeutung dieser Tatsache liegt darin, wie BOHN in seinem Vortrag vor dem Genfer Psychologenkongreß 1909 ausgeführt hat, daß es die anthropomorphe Auffassung des Heliotropismus durch die mechanistische Auffassung ersetzt. Psychologen hatten nämlich wiederholt behauptet, daß, wenn ein Tier zum Lichte gehe, es sich um dieselbe Erscheinung handle, wie wenn ein müder und in die Irre gegangener Wanderer von dem erleuchteten Fenster einer Hütte veranlaßt wird, sich zu dem Licht zu bewegen. BOHN weist mit Recht darauf hin, daß, wenn ein solcher Wanderer zwei erleuchtete Häuser

sieht, er nicht zwischen beiden nach dem Parallelogramm der Kräfte diagonal durchmarschiert, sondern daß er eines aufsucht.

Von Oltmanns (97) rührt wohl die Hypothese her, daß jeder Organismus auf eine bestimmte Lichtintensität abgestimmt sei und durch Wechsel im Sinne seines Heliotropismus erreiche er es, daß er in die ihm „passende" Lichtintensität gerate. Ich habe mich von der Richtigkeit dieser Behauptung bei *Volvox*, für welchen Organismus Oltmanns seine Behauptung aufgestellt hat, nicht überzeugen können. Oltmanns hat sich einer sehr verwickelten Versuchsmethode bedient, die jedes klare Resultat ausschloß. Die Hypothese, welche er zu stützen sucht, ist offenbar der Ausdruck einer Ueberschätzung der Rolle der natürlichen Zuchtwahl, und seine Arbeit entstand in der Periode, als diese Ueberschätzung ein allgemeiner Gemütszustand unter den Biologen war. Wer unabhängig von dieser Hypothese seine Versuche wiederholt und mit klaren Versuchsbedingungen arbeitet, wird zu anderen Resultaten kommen als die von Oltmanns.

4. Die heliotropische Wirksamkeit von Strahlen verschiedener Wellenlänge.

Die Botaniker begnügten sich bei ihren heliotropischen Versuchen meist mit der Anwendung farbiger Schirme und kamen zu dem Schluß, daß die Pflanzen hinter roten Schirmen nur langsam oder gar nicht heliotropisch reagieren, hinter blauen dagegen fast ebenso gut wie in gemischtem Licht. Diese Beobachtung formulierten diese Autoren nach dem Vorgang von Sachs so, daß nur die stärker brechbaren, blauen und violetten Strahlen heliotropisch wirksam seien. Loeb fand, wie schon oben erwähnt, daß auch die Tiere hinter blauem Glas gut heliotropisch reagieren, hinter rotem Glas dagegen sich wie in schwachem Licht benehmen, und betonte das gleiche Verhalten der Tiere und Pflanzen.

Nun lassen die blauen Schirme aber auch grüne Strahlen durch, und erst spektroskopische Versuche entscheiden, welches Licht am wirksamsten ist. Bereits im Jahre 1869 stellte P. Bert Versuche mit seinem Spektrum an und fand, daß positiv heliotropische Daphnien sich hauptsächlich im Grün und Gelb sammeln (19).

C. Hess (58, 59) wiederholte diese Versuche und fand, daß die Larven einer Neapler Fischart, *Atherina hapsatus*, die positiv heliotropisch sind, sich im Spektrum einer Bogenlampe von 120 Normalkerzen mehr im Gelbgrün bis Grün als in den anderen Teilen sammeln. Wie Bert fand er auch bei Daphnien, daß sie sich im Spektrum im Gelbgrün und Grün in größter Menge sammeln. „Die gelbgrünen bis grünen homogenen Strahlungen zeigen die stärkste Wirkung auf die Orientierung der Tiere; von hier nimmt diese Wirkung gegen das langwellige Ende rasch, gegen das kurzwellige Ende langsamer ab" (Hess). Hess weist darauf hin, „daß die relativen Helligkeiten, in welchen jene Fischaugen die verschiedenen Teile des Spektrums sehen, nahezu oder ganz übereinstimmen mit jenen, in welchen sie der total farbenblinde Mensch bei jeder Lichtstärke und der normale dunkel adaptierte bei entsprechend geringer Lichtstärke sieht". Man darf aber nicht vergessen, daß in diesen Versuchen an Tieren nur die relative orientierende Wirkung der Strahlen auf positiv heliotropische

Fische untersucht wurde und nicht die Helligkeitsempfindungen dieser Tiere.

Loeb und Maxwell (85) haben die Versuche von Bert und Hess an Daphnien mit demselben Erfolge wiederholt. Sie haben die gleiche Verteilung der Tiere im Spektrum, welche Bert und Hess bei Daphnien und Fischlarven fanden, auch bei positiv heliotropischen Larven von *Balanus perforatus* gefunden. Als Lichtquelle diente eine Bogenlampe, und es wurde die Verteilung im Gitterspektrum und im prismatischen Spektrum untersucht. Wenn man das Spektrum als Abszisse betrachtet, so kann man die relative Wirksamkeit der Strahlen verschiedener Wellenlänge dadurch feststellen, daß man die relative Zahl der Tiere für jeden Teil des Spektrums als Ordinate aufträgt. Man erhält auf diese Weise eine Frequenzkurve, deren Maximum im Grün liegt, die steil nach dem Rot und viel weniger steil nach dem Blau und Violett hin abfällt.

Loeb und Maxwell untersuchten nun auch das Verhalten pflanzlicher Organismen im Spektrum. Sie fanden bei einer freibeweglichen Alge, *Chlamydomonas*, daß sie ebenfalls sich wesentlich im Grün sammelten. Bei *Pandorina* und *Euglena* war die Frequenzkurve etwas höher im Blau als bei *Chlamydomonas*. Die verschiedenen Formen verhielten sich also nicht gleich.

Loeb und Maxwell stellten noch nicht veröffentlichte Versuche über den heliotropischen Effekt verschiedener Teile des Spektrums einer Nernstlampe auf die Fruchtträger von *Phycomyces* an. Dichte Kulturen von *Phycomyces* wurden auf einem oblongen Stücke Brot kultiviert und dieselben 2—4 Tage in das Spektrum einer kräftigen Nernstlampe gebracht. Die Fruchtträger im Grün und Blaugrün krümmten sich geradeaus zur Lichtquelle, die im Gelb und Rot beugten sich stark gegen das Grün, und das Gleiche trat auch, wenn auch in geringerem Grade, im Blau und Violett ein. Die Orientierung der Fruchtträger im Spektrum war so, als ob die einzelnen Individuen die Trajektorien bildeten, welche die Richtung der Progressivbewegung freischwimmender positiv heliotropischer Tiere für jeden Teil des Spektrums andeuten. Man kann also nicht gut behaupten, wie das Hess tut, daß Tiere und Pflanzen heliotropisch prinzipiell verschieden seien.

Auch Blaauw hat die kräftigen heliotropischen Reaktionen von Fruchtträgern von *Phycomyces* im Grün beobachtet. Bei einer Modifikation seiner Methode würde er wohl auch gefunden haben, daß die Fruchtträger im Rot und Gelb einerseits und im Violett und Blau andererseits sich nicht nur zur Lichtquelle beugen, sondern daß sie auch seitlich gegen das Grün hin wachsen, während die im Grün gezüchteten Exemplare geradeaus wachsen (Blaauw, 21).

Es ist bei diesen Versuchen zu berücksichtigen, daß der Bezirk des Spektrums, der die optimale Wirkung ausübt, vermutlich nicht überall genau der gleiche ist. So ist für *Avena* nach Blaauw die heliotropische Reaktionskurve viel mehr nach Blau verschoben als bei *Phycomyces*. Dem entspricht der Befund von Maxwell und Loeb, daß für *Pandorina* das Blau relativ wirksamer ist als für *Chlamydomonas*. Vermutlich wird eine genauere Untersuchung solche Unterschiede auch für das Verhalten verschiedener Tiere aufweisen. Die Kurve, welche den Helligkeitswert verschiedener Teile des Spektrums für das menschliche Auge darstellt, weicht weniger von der Wirksamkeitskurve verschiedener Teile des Spektrums für die heliotropischen

Reaktionen von *Phycomyces* ab, als diese Kurve von der entsprechenden Kurve für *Avena* (nach Blaauw) abweicht. Diese Verschiedenheiten können durch sekundäre Umstände bedingt sein (z. B. Verschiedenheiten in der Lichtabsorption durch Pigmente u. a.)[1]) und haben einstweilen keine Bedeutung für die Entscheidung der Frage, ob der tierische und pflanzliche Heliotropismus identisch sind, da ja derartige Verschiedenheiten auch zwischen verschiedenen Pflanzen gefunden werden.

Zur Theorie dieser heliotropischen Versuche im Spektrum sei folgendes bemerkt. Wäre der Raum in diesen Versuchen optisch leer, so sollte keine derartige gesetzmäßige Frequenzkurve und Trajektorienbildung im Spektrum möglich sein. Aber der Raum enthält reflektierende Partikel, in der Luft und im Wasser. So kommt es, daß ein im gelben Teile des Spektrums befindlicher Organismus außer von gelben auch von roten, grünen und blauen Strahlen getroffen wird, welche von den Staubpartikelchen oder den im Wasser suspendierten Teilchen reflektiert werden. Wenn nun die grünen Strahlen wirksamer sind als die roten, so wird ein solcher Organismus nicht geradeaus zur Lichtquelle schwimmen, sondern etwas gegen das grüne Ende des Spektrums aus der Geraden abweichen. Infolge dieser optischen Unvollkommenheit können diese Versuche benutzt werden, um die relative heliotropische Wirksamkeit der Strahlen verschiedener Wellenlängen zu ermitteln.

Die bisher erwähnten Versuche beschäftigten sich nur mit dem Verhalten positiv heliotropischer Organismen im Spektrum. Loeb und Maxwell untersuchten auch das Verhalten negativ heliotropischer Organismen, nämlich der Larven von *Balanus perforatus*. Diese Larven ändern bald nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei sehr rasch den Sinn ihres Heliotropismus, so daß man sich beliebige Mengen sehr lichtempfindlicher negativ heliotropischer Tiere verschaffen kann. Kein anderes Material ist so günstig für Versuche am negativ heliotropischen Tiere wie diese Larven. Loeb und Maxwell fanden nun, daß die Verteilung dieser Larven im Spektrum genau die entgegengesetzte ist wie die derselben Tiere im positiv heliotropischen Zustand. Die negativ heliotropischen Tiere bewegen sich in denselben Trajektorien wie die positiv heliotropischen, aber in entgegengesetzter Richtung. Daher kommt es zu zwei Ansammlungen, eine im Violett und eine im Rot. Die Lichtstärke bei diesen Versuchen war genau dieselbe wie bei der Untersuchung derselben Organismen im positiv heliotropischen Zustand.

Die Untersuchung der Wirkung ultravioletter Strahlen ist erst mit der Einführung der Quarzquecksilberlampe von Heraeus möglich geworden. Bis jetzt hat sich in bezug auf die orientierende Wirkung der ultravioletten Strahlen kein positives Resultat ergeben, und die schwache orientierende Wirkung der violetten Strahlen läßt es zweifelhaft erscheinen, daß die ultravioletten Strahlen eine heliotropische Wirkung haben. Loeb hat beobachtet, daß das Licht der Heraeusschen Quarzlampe die Larven von *Balamus*, Copepoden und Daphnien negativ heliotropisch macht oder wenigstens die Tiere von der Lichtquelle wegtreibt. Bei längerer Exposition werden die Tiere ge-

---

1) Es ist auch denkbar, daß die lichtempfindlichen Stoffe bei den verschiedenen Organismen nicht identisch sind.

tötet. Die älteren Versuche von LUBBOCK und GRABER über die angebliche Wirkung des ultravioletten Lichtes sind ohne genügende Sachkritik und technische Hilfsmittel ausgeführt. Versuche mit Spektralfarben scheitern bei vielen Tieren, weil die Lichtstärke im Spektrum für diese Formen nicht groß genug ist. Das ist beispielsweise bei der Fliege *Drosophila* der Fall, obwohl dieselbe heliotropisch empfindlich ist.

5. Unterschiedsempfindlichkeit und Heliotropismus.

Wir gingen von der Voraussetzung aus, daß die heliotropischen Wirkungen durch chemische Massenwirkungen bedingt sind. Damit wird bei konstanter Intensität die Dauer der Einwirkung des Lichtes zum entscheidenden Faktor gemacht. Es gibt nun auch stoßartige Lichtwirkungen, vergleichbar den stoßartigen Wirkungen, welche Wechselströme oder rasche Intensitätsänderungen des galvanischen Stromes auf Tier und Mensch ausüben. Wir sahen früher, daß *Serpula uncinata*, ein Röhrenwurm, positiv heliotropisch ist und bei konstanter Lichtintensität seine Symmetrieachse in die Richtung der Lichtstrahlen stellt. Man kann aber hier feststellen, daß, wenn man plötzlich die Lichtintensität verringert, eine ganz andere Lichtwirkung eintritt. Das Tier zuckt zusammen und verschwindet in seiner Röhre. Die anthropomorphen Biologen bezeichneten das als „Schreckbewegung" und stellten sich vor, daß das Tier sich vor einem eingebildeten Feinde verstecke. Erhöhung der Lichtintensität hat keine derartige zuckungserregende Wirkung.

Bei einer Meduse, *Polyorchis*, kann man durch plötzliche Verringerung der Lichtintensität Schwimmbewegungen auslösen. Das läßt sich am besten zeigen, wenn die Meduse ruhig am Boden liegt. Die Reaktion hört auf, wenn man den Rand des Tieres abschneidet, der die Pigmentflecken und das zentrale Nervensystem enthält.

Andererseits gibt es Tiere, bei welchen eine plötzliche Verringerung der Lichtintensität beruhigend, die Erhöhung der Lichtintensität dagegen bewegungsbeschleunigend wirkt. Dahin gehören die Süßwasserplanarien.

Die Folge des Verhaltens ist die, daß solche Tiere an verdunkelten Stellen des Raumes zur Ruhe kommen. Kommen sie nämlich aus einer hellen in eine dunkle Stelle, so wirkt die plötzliche Abnahme der Lichtintensität beruhigend auf die Tiere, und infolgedessen sammeln sich alle an verdunkelten Stellen des Raumes. Man kann das so zeigen, daß man die Hälfte eines Aquariums, in dem Planarien umherkriechen, verdunkelt. Sie kommen schließlich alle in dem dunklen Teil des Aquariums zur Ruhe.

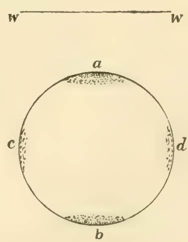


Fig. 9. Schematische Darstellung des Unterschiedes in der Ansammlung positiv heliotropischer und unterschiedsempfindlicher Tiere (Süßwasserplanarien) in einem kreiszylindrischen Gefäße. *W W* ist die Ebene des Fensters. Positiv heliotropische Tiere sammeln sich bei *a*, negativ heliotropische bei *b* und unterschiedsempfindliche bei *c* und *d*.

Die Stellen, an denen unterschiedsempfindliche und heliotropische Tiere sich im Raume sammeln, sind typisch verschieden. Positiv heliotropische Tiere sammeln sich bei einseitiger Beleuchtung des Gefäßes an der Lichtseite *a*, Fig. 9, negativ heliotropische an der

Zimmerseite *b*. Unterschiedsempfindliche Tiere verteilen sich an den Stellen relativer Minima der Intensität. Wenn man ein kreiszylindrisches Glasgefäß, welches unterschiedsempfindliche Planarien enthält, in die Nähe eines Fensters bringt, so sammeln sich diese Tiere an den Seiten des Gefäßes, *C* und *D*, Fig. 9, weil hier durch Reflexion an der Wand des Gefäßes ein relatives Minimum der Lichtintensität besteht.

Die vorhin erwähnten Stoßwirkungen einer plötzlichen Intensitätsänderung des Lichtes hat Jennings auch bei Infusorien beobachtet und er bezeichnet diese Stoßwirkung als „Vermeidungsreaktion (3)“. Diese Bezeichnung ist ebenso anthropomorph wie die ältere Bezeichnung der Erscheinung als „Schreckwirkung“, und es erscheint wissenschaftlicher, hier bloß von der Wirkung einer plötzlichen Schwankung der Lichtintensität zu sprechen. Jennings hat darauf hingewiesen, daß die Empfindlichkeit gegen plötzliche Schwankung der Intensität des Lichtes bei der heliotropischen Orientierung gewisser Infusorien eine Rolle spielen könne. Als Beispiel diene der negativ heliotropische *Stentor*. Das Tier schwimmt in einer Spirale, so daß sein vorderes Ende nacheinander in verschiedene Lage gegen das Licht kommt. Wenn das Tier quer gegen die Richtung der Lichtstrahlen schwimmt, so ist das vordere Ende in einer Phase mehr gegen die Lichtquelle gerichtet, in einer anderen mehr davon weggerichtet. Infolgedessen ist das empfindliche vordere Ende wiederholt Aenderungen in der Intensität des Lichtes ausgesetzt; in einem Augenblick ist es im Schatten, im nächsten scheint das Licht direkt darauf. Der Wechsel von Licht zu Dunkel bewirkt keine Reaktion, während der Wechsel vom Dunkel zum Licht die „Vermeidungsreaktion“ gibt. Jedesmal, wenn das vordere Ende ins Licht gerät, wird eine „Vermeidungsreaktion“ ausgelöst; jedesmal, wenn es seinen Körper von der Lichtquelle in den Schatten schwingt, wird keine weitere Reaktion hervorgebracht, und die so erlangte Stellung wird beibehalten.

Wir wollen die Möglichkeit nicht in Abrede stellen, daß, wenn das Tier rasche Stellungsänderungen ausführt, die plötzliche Aenderung der Lichtintensität das Tier in eine andere Stellung wirft. Jennings übersieht aber, daß damit das stetige Schwimmen des Stentors in der Richtung der Strahlen von der Lichtquelle fort nicht erklärt werden kann, und zwar aus folgenden Gründen: Die „Vermeidungsreaktion“ tritt nämlich bloß ein, wenn die Beleuchtungsintensität sich mit einer gewissen Steilheit ändert, aber nicht, wenn das Tier langsam in eine höhere Lichtintensität gerät. Was hindert das Tier daran, langsam und stetig aus der Richtung von der Lichtquelle fort in die umgekehrte Richtung zu geraten? Das ist doch das Problem, das zu lösen ist und das die Tropismentheorie löst, das Jennings aber völlig außer acht läßt[1]).

Nicht besser steht es mit dem Versuch von Jennings, das Verhalten der Tiere durch „trial and error“ zu erklären; jedes Tier soll so lange „herumprobieren“, bis es die Stellung erreicht, für die es angepaßt ist. Er versucht, mit dieser Annahme alles mögliche zu erklären, von den Roll- und Strömungsbewegungen der Amöben bis

---

1) Die Pflanzen und die meisten heliotropischen Tiere besitzen die „Vermeidungsreaktion“ überhaupt nicht und zeigen doch ausgesprochenen Heliotropismus. Das hat Jennings nicht berücksichtigt.

zu den tropistischen und allen sonstigen Reaktionen der höheren Tiere. RHUMBLER hat bereits darauf hingewiesen, daß Menschen viel herumprobieren und sich oft irren, daß man aber nicht bemerkt, daß sie deshalb wie Amöben fließende und rollende Bewegungen ausführen; ebensowenig bemerkt man, daß sie sich deshalb wie positiv oder negativ heliotropische Tiere benehmen. Die ganze Idee, daß die Tiere durch „trial and error" ihre richtige Orientierung finden, geht von Beobachtungen an Tieren aus, bei denen die photochemischen Reaktionen langsam verlaufen. So erklärt HARPER (55), daß bei starker Lichtintensität Heliotropismus vorwiege, bei schwacher „trial and error". HARPER übersieht, daß ein Tier bei einer Abweichung aus der Richtung der Lichtstrahlen nur dann gezwungen wird, wieder in die richtige Orientierung zurückzugehen, wenn der Unterschied der photochemischen Produkte auf beiden Seiten des Tieres einen gewissen Wert übersteigt. Bei hoher Lichtintensität ist hierzu wenig Zeit erforderlich, und das Tier wird fast sofort wieder in die richtige Orientierung zurückgebracht, wenn es einmal davon abweicht. Bei schwacher Lichtintensität aber kann es längere Zeit aus der Richtung abweichen. Solche Tiere sammeln sich schließlich deshalb an der Lichtseite, weil die Bewegungen zur Lichtquelle überwiegen. Von einer präzis orientierten Bewegung ist bei ihnen keine Rede. Was metaphysische Autoren als „trial and error" bezeichnen, ist für den in Ausdrücken der physikalischen Chemie denkenden Beobachter eben Folge einer geringen Reaktionsgeschwindigkeit. Die photochemische Reaktionsgeschwindigkeit ist aber bei gegebener Wellenlänge der Lichtintensität proportional.

Plötzliche Aenderungen der Lichtintensität beeinflussen bei einem heliotropischen Tier vorübergehend den Sinn des Heliotropismus. Das hier waltende Gesetz ist von BOHN entdeckt worden (26). Wenn ein Tier positiv heliotropisch ist, so bringt eine plötzliche Verminderung der Lichtintensität einen vorübergehenden negativen Heliotropismus hervor. Ist das Tier aber negativ heliotropisch, so bringt nur eine plötzliche Zunahme der Lichtintensität einen vorübergehenden positiven Heliotropismus hervor. Oft kommt es nicht zu einer vollen Drehung, und der alte Heliotropismus ist wieder etabliert, ehe das Tier Zeit hatte, sich um volle 180° zu drehen.

BOHN hat in einer eingehenden Analyse der Erscheinungen gezeigt, wie man die tropistischen Erscheinungen von den durch raschen Wechsel der Beleuchtung bedingten trennen muß.

6. Einige Beispiele für die Bedeutung des Heliotropismus für die Instinkthandlungen der Tiere.

Es war lange bekannt, daß viele pelagische Tiere periodische Tiefenwanderungen in dem Sinne ausführen, daß sie nachmittags oder gegen Abend anfangen, zur Oberfläche emporzusteigen, um über Nacht da zu bleiben, während sie am Morgen anfangen, nach abwärts zu wandern. Diese Tiefenwanderungen spielen sich in den Schichten der Seen oder des Ozeans ab, bis zu denen das Licht dringt. GROOM und LOEB (53) sprachen zuerst, auf Grund von Versuchen an Nauplien von *Balanus perforatus*, die Ansicht aus, daß diese Erscheinung wesentlich durch Heliotropismus bedingt sei, der bei den betreffenden Tieren periodische Aenderungen erfahre. Die Tiere steigen auf,

wenn sie positiv heliotropisch sind, sinken, wenn der positive Heliotropismus aufhört, bewegen sich aktiv schwimmend nach abwärts, wenn sie negativ heliotropisch werden. Für die im Freien lebenden Tiere kommt im wesentlichen nur das von oben kommende Licht in Betracht, und die heliotropische Wirkung muß sich also in vertikaler Richtung entfalten. In der Tat ließ sich zeigen, das solche Tiere, welche periodische vertikale Tiefenwanderungen zeigen, zu denjenigen gehören, bei denen sich der Sinn des Heliotropismus leicht ändert, z. B. marine und Süßwasser-Copepoden, Daphnien, Larven von *Balanus* (78, 82) u. a. Daß diese Formen unter dem Einfluß des Lichtes vertikale Wanderungen ausführen, war von Loeb direkt beobachtet worden[1]). Die Frage ist nun, was den Sinn des Heliotropismus bei diesen Formen so beeinflußt, daß sie am Morgen negativ heliotropisch oder indifferent, daß sie aber am Nachmittag oder Abend positiv heliotropisch werden. Dabei wirken offenbar verschiedene Faktoren mit, was sich auch darin zeigt, daß die periodischen Tiefenwanderungen keineswegs mit mathematischer Regelmäßigkeit ablaufen. Loeb hat gezeigt, daß Abkühlung bei vielen Formen positiven Heliotropismus induziert, während Zunahme der Temperatur diesen positiven Heliotropismus beseitigt. Das würde bedingen, daß am Morgen, wenn die Temperatur steigt, eine Tendenz zum Absinken, gegen Abend eine Tendenz zum positiven Heliotropismus und deshalb zum Aufsteigen eintritt. Ein zweiter Umstand ist der Kohlesäuregehalt des Wassers; wie wir sahen, hat eine Zunahme des Kohlensäuregehaltes den Effekt, Süßwasserorganismen positiv heliotropisch zu machen. Da bei starkem Licht die Wasserpflanzen der Oberfläche stärker assimilieren als bei schwachem Licht, so muß bei schwachem Licht der Kohlensäuregehalt des Wassers größer sein als bei starkem Licht. In der Nacht oder am späten Nachmittag muß also die positivierende Wirkung der Kohlensäure bemerklich werden. Als dritter Umstand könnte in Betracht kommen, daß die durch das Licht bestimmten chemischen Prozesse auf die Dauer ebenfalls den Sinn des Heliotropismus beeinflussen in der Weise, daß längere starke Beleuchtung die Tendenz zur Indifferenz oder zu negativem Heliotropismus erhöht, während länger andauernde schwache Beleuchtung die Tendenz zu positivem Heliotropismus erhöht.

Außer diesen Bedingungen mögen aber noch periodische Schwankungen chemischer Prozesse im Innern gewisser Tiere periodische Aenderungen im Sinne des Heliotropismus herbeiführen. Wenn diese Schwankungen des chemischen Prozesses dem Wechsel von Tag und Nacht entsprechen (man denke an die nyktitropen Bewegungen der Pflanzen), so könnten sie auch periodische Tiefenwanderungen induzieren.

Bohn (23, 25) gibt an, daß bei gewissen Litorinen ein Wechsel im Sinne des Heliotropismus stattfindet, der den Schwankungen der Ebbe und Flut entspricht. Für die Analyse der periodischen Tiefenbewegungen der Tiere kommt auch die von Wolfgang Ostwald entdeckte Bedeutung der inneren Reibung des Wassers in Betracht,

---

1) V. Bauer (18) hatte behauptet, daß positiv heliotropische Tiere nur gegen das horizontal einfallende Licht, aber nicht das von oben fallende Licht reagieren. Diese Behauptung ist aber, wie die Versuche von Loeb, Hess, Ewald und vielen anderen zeigen, unrichtig.

die eine Funktion der Temperatur ist. Es sei hier kurz darauf hingewiesen, daß der für die Analyse dieser Vorgänge wichtige Begriff des Formwiderstandes sowie die Ableitung der Bedingungen für das Schweben der Tiere von diesem Autor herrühren (98, 99).

Als zweites Beispiel für die Bedeutung der Tropismen für die Instinkte sei das Verhalten der Raupen des Goldafters erwähnt. Wenn die jungen Raupen von *Porthesia* im Frühjahr durch die Temperaturzunahme aus dem Nest getrieben werden, das zwischen den Zweigen von Sträuchern sich befindet, so sind sie positiv heliotropische Maschinen. Diesem Umstande verdanken sie die Erhaltung ihres Lebens. Um diese Zeit ist keine andere Nahrung für sie vorhanden, als die an den Spitzen der Zweige auswachsenden jungen Blätter. Ihr positiver Helotropismus zwingt sie, an den Zweigen bis zur höchsten Spitze zu kriechen und dort sitzenzubleiben. Dort ist auch ihr Futter. Daß es nicht die von den Knospen ausgehenden Riechstoffe sind, welche die Tiere zu den Spitzen der Zweige führen, sondern nur ihr positiver Heliotropismus, habe ich durch folgenden Versuch nachweisen können. Ich brachte die ungefütterten Raupen in ein Reagenzglas, dessen Längsachse senkrecht gegen die Ebene des Fensters gerichtet war. Die Tiere gingen bis zur Fensterseite der Röhre, wo sie sitzen blieben. Dann schob ich einen Haufen frischer Knospen und Blätter ihrer Futterpflanze von der Zimmerseite des Reagenzglases in das letztere bis ganz nahe, ca. 1 cm an die Tiere. Die letzteren blieben ruhig an der Fensterseite des Glases sitzen und verhungerten hier, während dicht hinter ihnen das Futter sich befand.

Wenn die Tiere die Knospen an der Spitze der Sträucher abgefressen haben, so müssen sie ihren starken positiven Heliotropismus los werden, denn sonst würde derselbe, der sie anfangs zur Spitze der Zweige und damit zum Futter führt, sie nunmehr verhindern, abwärts zu kriechen, um neues Futter zu finden. Ich habe nun in der Tat gefunden, daß die Raupen, sobald sie gefüttert sind, ihren ausgesprochenen Heliotropismus verlieren, und zwar dauernd. (Wasmann und Camillo Schneider haben eine irrige Darstellung dieser Tatsachen gegeben und dann auf Grund dieser irrigen Darstellung die Tropismentheorie bekämpft.)

Dieser Verlust des Heliotropismus auf Grund veränderter chemischer Bedingungen, wie sie durch die Nahrungsaufnahme des Tieres oder die dadurch bedingte Häutung derselben veranlaßt sind, hat nichts Befremdendes. Läßt man die Larven nach dem Ausschlüpfen aus dem Nest dauernd ohne Futter, so bleiben sie auch bis zu ihrem Tode positiv heliotropisch.

Ein anderes Beispiel, in dem der Heliotropismus eine Rolle bei der Lebensgestaltung der Tiere bildet, ist der „Hochzeitsflug“ der Ameisen und Bienen. „Der Hochzeitsflug der Ameisen scheint geradezu auf einer explosiven Entfaltung des positiven Heliotropismus zu beruhen. Die geschlechtsreifen Tiere stürzen (bei Sonnenschein) aus dem Nest heraus, und der Schwarm fliegt in der Richtung der Sonnenstrahlen davon. Meine Beobachtungen waren an Nestern in Kiel gemacht, und der Flug fand spät am Nachmittag statt, als die Sonne schon niedrig stand.“ (Loeb, 75.)

Kellogg (72a) hat später eine ganz ähnliche Erscheinung bei Bienen beobachtet, die er in einem Beobachtungskorbe mit Glaswänden hielt. Die Glaswände waren gewöhnlich bedeckt, um den

Kasten dunkel zu halten. Das Loch, aus dem die Bienen in und aus dem Kasten gingen, befand sich an der unteren Seite des Kastens. Als nun der Schwarm bereit war, zum Hochzeitsflug das Nest zu verlassen, setzte er den Kasten dem von oben fallenden Lichte aus. Die Bienen liefen alle nach oben, wie positiv heliotropische Tiere, und drängten sich an der Lichtseite des Kastens dicht zusammen. Ihr ausgesprochener positiver Heliotropismus verhinderte sie, den Kasten zu verlassen und den Hochzeitsflug und die Begattung auszuführen.

III. Galvanotropismus.

Unter Galvanotropismus verstehen wir die zwangsmäßige Bewegung der Tiere im galvanischen Felde zu einem bestimmten Pole, der Anode oder der Kathode; oder die zwangsmäßige Orientierung gegen einen der beiden Pole. Für die Analyse der Instinkte ist der Galvanotropismus bedeutungslos, da in der Natur keine konstanten galvanischen Felder vorhanden sind. Die Untersuchung des Galvanotropismus hat nur aus zwei Gründen ein Interesse: Erstens befreit sie uns von der Notwendigkeit, die Begriffe der natürlichen Zuchtwahl, Anpassung und Zweckmäßigkeit bei den Tropismen zu berücksichtigen. Denn obwohl der Galvanotropismus für die Organismen biologisch völlig bedeutungslos ist, ist er doch fast so allgemein wie der sehr bedeutungsvolle Heliotropismus oder Chemotropismus. Zweitens erlaubt uns der Galvanotropismus besser als irgendein anderer Tropismus den Mechanismus zu studieren, vermittels dessen ein Kraftfeld die zwangsmäßige Wanderung der Organismen oder ihre Orientierung im Felde bestimmt. Aus diesem Grunde lassen wir der Besprechung des Heliotropismus gleich die des Galvanotropismus folgen.

Es ist aber nötig, für das Verständnis der Erscheinung gleich auf einen wesentlichen Unterschied in der Lichtwirkung und der Wirkung des galvanischen Stromes hinzuweisen. Das Licht wirkt wesentlich nur an der Oberfläche der Organismen; der galvanische Strom kommt aber innerhalb des gesamten Organismus zur Wirkung, nämlich überall da, wo semipermeable Wände der Wanderung der Ionen Hindernisse in den Weg setzen. Infolgedessen geraten im galvanischen Felde immer mehr oder weniger alle Nerven in Elektrotonus (mit Ausnahme derjenigen, die genau rechtwinklig von den Stromlinien getroffen werden). Das bedingt die charakteristische forcierte Art der Progressivbewegung der Organismen im galvanischen Felde, zum Unterschied von der grazilen Art der Lokomotion im Lichtfelde, in der diejenigen Lokomotionsmuskeln in Aktion treten, welche dem stärker beleuchteten Auge oder der stärker beleuchteten Körperoberfläche zugeordnet sind. In dem Falle handelt es sich um Energievermehrung in funktionell assoziierten Muskelgruppen.

Historisch sei bemerkt, daß wir als die ersten galvanotropischen Versuche die Beobachtungen von PURKINJE bei einer Durchströmung des Kopfes ansehen dürfen, der fand, daß unter solchen Umständen Drehempfindungen auftreten. BRENNER erkannte den polaren Charakter dieser Stromwirkungen und stellte fest, daß bei Schließung der Kette die Versuchsperson bei hinreichend großer Stromintensität nach der Seite der Anode schwankt, bei der Oeffnung nach der Seite der Kathode. MACH war der erste, der solche Versuche an Tieren aus-

führte und feststellte, daß, wenn Fische seitlich von einem konstanten Strom durchflossen werden, sie nach der Seite der Anode umfallen.

Die Entdeckung des Galvanotropismus und die Einführung dieses Namens in die Literatur erfolgte durch J. MÜLLER-HETTLINGEN (162) in HERMANNS Laboratorium. Derselbe fand, daß, wenn man die keimenden Samen von *Vicia faba* einem konstanten Strome aussetzt, die Spitzen der Wurzeln sich in die Richtung der Stromfäden stellen und dem negativen Pol zuwenden.

HERMANN beobachtete, daß Froschlarven, die in einem Trog mit Wasser bei hinreichend starker Intensität galvanisch durchströmt werden, sich in die Strömungslinien einstellen und den Kopf gegen die Anode richten (151—154).

VERWORN untersuchte die galvanotropischen Reaktionen bei einer Reihe von Infusorien und fand, daß viele Formen zu einem der beiden Pole wandern, wenn sie sich in einem Troge befinden, der von einem konstanten Strom durchflossen wird (170—172).

BLASIUS und SCHWEIZER fanden, daß manche Tiere, wenn sie in einen Trog mit Wasser gebracht werden, durch den ein konstanter Strom geleitet wird, das Bestreben haben, zur Anode zu gehen. Sie nehmen mit HERMANN an, daß der Strom auf das Zentralnervensystem wirkt und hier Erregung resp. Schmerz hervorruft, wenn er in aufsteigender Richtung durch das Tier geht, und Beruhigung, wenn er das Tier absteigend durchfließt. Daher stelle sich das Tier meist in die schmerzlose Stellung, d. h. mit dem Kopf gegen die Anode (145).

LOEB und MAXWELL wiesen nach, daß der Strom nur Zwangsstellungen der Glieder herbeiführt, die bei aufsteigender und absteigender Durchströmung entgegengesetzten Sinn haben. Die Tiere gehen nur deshalb zur Anode, weil der Strom, wenn er in absteigender Richtung (d. h. vom Kopf zum Schwanz) durch das Tier geht, die Progressivbewegungen erleichtert, während er bei entgegengesetzter Durchströmung die Progressivbewegung erschwert (156). Ferner wies LOEB mit MAXWELL resp. BUDGETT zum ersten Male darauf hin, daß es sich bei den galvanotropischen Erscheinungen um die Wirkung von Ionen handle, deren Fortbewegung an der Grenze von zwei Medien (oder richtiger Phasen) gehemmt werde (156, 159).

Wir wollen nach dieser historischen Skizze einige genauer analysierte Beispiele von galvanotropischen Reaktionen geben.

Zunächst ein Beispiel einer galvanotropischen Krümmung. F. W. BANCROFT hat sehr schlagende galvanotropische Krümmungen bei einer Meduse der Bai von San Francisco, *Polyorchis penicillata*, gefunden (137). Die Versuchsmethode bestand darin, daß Stücke mit den Tentakeln aus der Schwimmglocke der Meduse geschnitten und in einem Troge mit Seewasser der Einwirkung des galvanischen Stromes ausgesetzt wurden. Wenn nun ein Meridianstreifen aus einer Meduse geschnitten und der Strom quer durchgeleitet wurde, so krümmten sich die Tentakel und das Manubrium und wendeten ihr freies Ende gegen die Kathode (Fig. 10). Kehrte man die Richtung des Stromes um, so drehen sich auch die Tentakel und das Manubrium im Laufe weniger Sekunden um. Das konnte beliebig oft hintereinander demonstriert werden. Legt man den Streifen flach ins Wasser, so daß die Subumbrella nach oben gerichtet ist und der Streifen in der Richtüng der Stromlinien liegt, so drehen sich die Tentakel an der

Anodenseite um einen Winkel von 180°, bis ihre Spitze gegen die Kathode gerichtet ist (Fig. 11). Das Zentralnervensystem hat mit diesen Reaktionen nichts zu tun, da auch isolierte Tentakel oder selbst Stücke derselben die Reaktion zeigen. Wenn isolierte Tentakel quer gegen den Strom gerichtet sind, so nehmen sie eine U-förmige Krümmung an (Fig. 12), wobei ihre konkave Seite gegen die Kathode gerichtet ist. Wenn sie in der Richtung der Stromlinien liegen, so krümmen sie sich nicht. Fließt der Strom lange durch die Tentakel, so werden die Tenktakel oft auf der Anodenseite dünn, auf der Kathodenseite dick und kontrahiert.

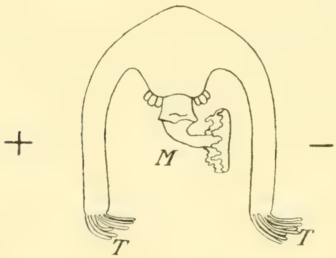


Fig. 10.

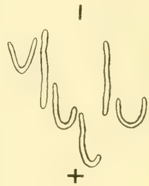


Fig. 12.

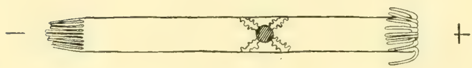


Fig. 11.

Fig. 10. Krümmung des Manubriums *M* und der Tentakel *T* zur Kathode bei galvanischer Durchströmung der *Medusa Polyorchis*. (Nach Bancroft.)

Fig. 11. Dasselbe bei flacher Lage des Streifens. An der Anodenseite krümmen sich die Tentakel zur Kathode. (Nach Bancroft.)

Fig. 12. Galvanotropische Krümmung isolierter Tentakel von *Polyorchis*. (Nach Bancroft.)

Ein zweites sehr interessantes und klar analysiertes Beispiel von Galvanotropismus verdanken wir ebenfalls Bancroft. Terry (169) hatte die merkwürdige Beobachtung gemacht, daß Kolonien von *Volvox*, die gewöhnlich im galvanischen Felde zur Kathode gehen (wie Carlgren gefunden hatte), wenn sie zwei oder drei Tage im Dunkeln gehalten werden, im Felde zur Anode wandern. Bancroft (141) untersuchte nun den Mechanismus bei der anodischen sowohl wie bei der kathodischen Wanderung und fand zunächst, daß *Volvox*, die im Dunkeln oder im diffusen Tageslicht gehalten waren, zur Anode gingen, während 30 Proz. oder mehr der Pflanzen, welche im direkten Sonnenlicht gehalten waren, zur Kathode gingen. *Volvox* ist eine relativ große, mit bloßem Auge gut sichtbare ellipsoidale Süßwasseralge, welche sich mittels Cilien im Wasser fortbewegt. Das Ende der Alge, welches voranschwimmt (das vordere Ende), unterscheidet sich unter anderem vom hinteren Ende dadurch, daß es meist frei von Tochterkolonien ist. Der Organismus schwimmt nie rückwärts,

wie das bei Infusorien, beispielsweise *Paramaecium*, unter gewissen Umständen der Fall ist. Bancroft brachte nun Kolonien, die starken anodischen Galvanotropismus zeigten, in ein galvanisches Feld und beobachtetete den Einfluß des Stromes auf die Cilien mittelst feiner im Wasser suspendierter Tuschepartikel. Er fand, daß ausnahmslos die Cilien auf der der Anode zugekehrten Seite des Organismus ihre Tätigkeit völlig einstellten, oder daß ihre Tätigkeit stark abgeschwächt wurde, während auf der Kathodenseite nie eine Abschwächung der Cilientätigkeit, und nur selten eine Zunahme der Tätigkeit beim Schließen des Stromes und bei konstanter Durchströmung eintrat. Schwimmt ein Organismus im Augenblick der Schließung des Stromes rechtwinklig gegen die Stromlinien, so kommen die Cilien auf der Anodenseite zur Ruhe, während die an der Kathodenseite fortfahren zu schlagen, und die Alge wird infolgedessen rasch zur Anode gedreht und fährt fort in dieser Richtung zu schwimmen. Sobald die Alge zur Anode schwimmt, ist keine Cilientätigkeit an ihrem vorderen Ende bemerkbar, während am hinteren Ende und den Seiten die Cilientätigkeit weitergeht. Wird nun die Stromrichtung umgekehrt, so wird eine heftige Cilientätigkeit am vorderen Ende entfesselt, und der Strom am hinteren Ende hört auf. Nach dieser Umkehr der Stromrichtung schwimmt die Alge gewöhnlich noch eine sehr kurze Strecke gegen die Kathode, weicht aber bald ein wenig nach der einen oder anderen Seite aus der Stromrichtung ab und wird nun rasch gegen die Anode orientiert.

Induziert man kathodischen Galvanotropismus bei *Volvox*, indem man sie mehrere Stunden dem Sonnenlicht aussetzt, so ist das Verhalten der Cilien im galvanischen Felde genau das entgegengesetzte. Die Cilien stehen nun auf der Kathodenseite still, und das bringt mechanisch die Einstellung der Alge mit dem vorderen Ende gegen die Kathode zustande. Hier gewinnen wir eine sehr klare Einsicht in den Mechanismus der zwangsmäßigen Einstellung und Progressivbewegung der Organismen in einem Kraftfelde. Der Körper der *Volvox* ist mit Cilien bedeckt, die kräftig nach rückwärts, langsam nach vorwärts schlagen. Wenn nun eine anodal galvanotropische *Volvox* seitlich von der Stromlinie getroffen wird, so stehen die Cilien auf der Anodenseite still, und der starke Rückwärtsschlag der Cilien auf der Kathodenseite bedingt eine Drehung des vorderen Endes der *Volvox* gegen die Anode. Sobald die Symmetrieachse der *Volvox* wieder in die Richtung der Stromlinie fällt, werden ihre symmetrischen Oberflächenelemente unter demselben Winkel von den Stromlinien getroffen, und es entsteht keine Veranlassung für das Tier, aus dieser Richtung nach rechts oder links abzuweichen. Es gelangt so zur Anode.

Nach Holmes (67) ist der Mechanismus bei der heliotropischen Reaktion der *Volvox* genau der gleiche. Schwimmt eine positiv heliotropische *Volvox* quer gegen die Lichtstrahlen, so stehen die Cilien auf der Lichtseite der Alge still, während sie auf der Zimmerseite weiterschlagen. Der Organismus wird auf diese Weise passiv gedreht, bis seine Symmetrieachse in die Richtung der Strahlen und sein vorderes Ende zur Lichtquelle gedreht ist.

Wir wollen hier auf ein heliotropisches Problem eingehen, das wir eigentlich schon früher hätten diskutieren müssen; nämlich wie es kommt, daß ein positiv heliotropisches Tier nicht ebenso gut

geradlinig von der Lichtquelle fort wie zu derselben hin schwimmen kann. Vielleicht gibt darauf die oben erwähnte Beobachtung von Bancroft eine Antwort, der fand, daß, wenn die Stromrichtung plötzlich gewechselt wurde, eine anodische *Volvox* eine kurze Strecke vorwärts schwamm, dann — wohl zufällig? — etwas aus der geraden Richtung abwich und nun den Stromlinen Angriffspunkte für das Zustandebringen der Drehung lieferte. Aehnlich wird es wohl zugehen, wenn ein positiv heliotropisches Tier so beleuchtet wird, daß seine Symmetrieebene in die Richtung der Lichtstrahlen fällt, aber sein aboraler Pol dem Licht zugekehrt ist. Es wird eine kurze Strecke von der Lichtquelle fortschwimmen, bis es ein wenig aus der Symmetrieebene abweicht und nun eine asymmetrische Stellung gegen das Licht einnimmt. Dann besorgt das Licht die weitere zwangsmäßige Einstellung.

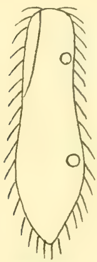


Fig. 13.

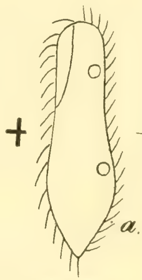


Fig. 14a.

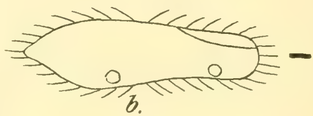


Fig. 14b.

Fig. 13. Normale Stellung der Tentakel bei *Paramaecium*. (Nach Bancroft.)
Fig. 14. Stellung der Cilien bei *Paramaecium* im galvanischen Felde. a bei seitlicher Einstellung des Tieres. Die Cilien sind auf der Kathodenseite in der Erregungsstellung, d. h. nach vorn gestreckt; auf der Anodenseite sind sie normal. b bei aufsteigender Durchströmung; die Cilien sind am Vorderende, auf der Kathodenseite, in der Erregungsstellung, d. h. nach vorn. (Nach Bancroft.) Dieses Diagramm stellt das Verhalten von Paramäcien mit kathodischem Galvanotropismus dar. Bei anodalem Galvanotropismus ist das Verhalten umgekehrt.

Als drittes Beispiel für galvanotropische Reaktionen möge das Verhalten von *Paramaecium* dienen, von dem Verworn zeigte, daß es zur Kathode schwimmt. Mit dem Mechanismus dieses Vorganges haben sich seitdem Ludloff (161), Wallengren (173), Bancroft (138—140) u. a. beschäftigt. Die Paramäcien bewegen sich wie *Volvox* durch den Schlag von Wimpern, und die Progressivbewegung ist dadurch bedingt, daß die Cilien kräftig nach rückwärts, aber nur langsam nach vorwärts schlagen. Wie bei *Volvox* bringt nach Ludloff (161) der galvanische Strom die Bewegung zu einem Pol — der Kathode — durch Beeinflussung der Stellung und Tätigkeit der Cilien herbei. In Fig. 13 ist die Stellung der Cilien unter normalen Umständen wiedergegeben. Wird nun ein *Paramaecium* in ein galvanisches Feld gebracht und wird dasselbe seitlich von den Stromlinien getroffen (Fig. 14a), so bleiben nach Bancroft die Cilien auf der Seite der Anode unverändert und sind weiter tätig, während die Cilien auf der Kathodenseite alle nach vorn gerichtet werden und nicht mehr kräftig nach rückwärts schlagen können. Das *Paramaecium* wird also infolge

des kräftigen Nachrückwärtsschlagens der Cilien auf der Anodenseite mit dem oralen Pol zur Kathode hingedreht. Sobald es diese Stellung erreicht hat (Fig. 14b), nehmen die am vorderen gegen die Kathode gerichteten Ende des Tieres gelegenen Cilien die Vorwärtsstellung ein, hören auf stärker nach rückwärts zu schlagen, während die am hinteren Ende gelegenen Cilien in der alten Weise durch Rückwärtsschlagen das Tier vorwärts zur Kathode treiben.

Hier müssen wir einen Exkurs machen. Kühne (154) und nach ihm Verworn (170–172) und einige seiner Schüler hatten behauptet, daß bei Infusorien das Pflügersche Gesetz nicht gültig sei und daß die Erregung auf der Anodenseite stattfinde. Diese Annahme gründet sich auf eine von ihnen mißverstandene Erscheinung. Der galvanische Strom bringt nämlich — abgesehen von den hier besprochenen galvanotropischen Erscheinungen — bei längerer Einwirkung Cytolyse hervor, die letztere stets auf der Anodenseite. Als Kühne diese Tatsache bei einem Infusorium fand, war die Erscheinung der Cytolyse den Medizinern nicht so geläufig wie heute, und er sah in derselben den Ausdruck einer starken Erregung; er bezeichnete die Erscheinung als Tetanus. Verworn nahm diese Auffassung an und erklärte damit die Wanderung der Paramäcien zur Kathode; er stellte sich nämlich vor, daß das vordere Ende des Tieres am empfindlichsten sei und dachte, daß das Tier sich so orientiere, daß dieses Ende am wenigsten gereizt sei. Ludloff fand später, daß die Vorstellung Verworns unrichtig ist und daß die Aenderung der Stellung der Cilien unter dem Einfluß des Stromes die Ursache des Schwimmens der Paramäcien zur Kathode ist. Anstatt zu sehen, daß damit die Hypothese von der Erregung an der Anode fällt, suchte er diese irrige Ansicht zu retten, indem er behauptete, daß nicht nur an der Kathodenseite eine abnorme Stellung der Cilien eintrete, sondern auch auf der Anodenseite. Bancroft hat aber durch direkte Beobachtung und viele Versuche gezeigt, daß das letztere nicht richtig ist, und daß bei Infusorien mit kathodischem Galvanotropismus die „Erregung“ beim Schließen des Stromes an der Kathode stattfindet.

Bancroft hat auch gezeigt, daß man die Paramäcien zwingen kann, zur Anode zu gehen, worauf wir später zurückkommen. Es sei aber gleich hier bemerkt, daß bei anodalen Infusorien, wie Bancroft zeigte, die Erregung bei der Schließung des Stromes an der Anode stattfindet.

Als Beispiel für das Verhalten höherer Tiere im galvanischen Felde wählen wir zunächst einen Krebs, *Palaemonetes*. Derselbe lebt im Seewasser, kann aber lange genug im Süßwasser am Leben gehalten werden, um eingehende Versuche zu ermöglichen. Hält man eine Reihe von diesen Tieren in einem Trog, der von einem Strome durchflossen wird, so sieht man, daß alle Tiere zur Anode wandern, ohne daß sie eine bestimmte Orientierung gegen die Anode einnehmen. Loeb und Maxwell, welche diese Beobachtung machten, konnten die Ursache für die Erscheinung darlegen, indem sie die Aenderung der Stellung der Beine und des Schwanzes der Tiere unter dem Einflusse des Stromes feststellten.

Palaemonetes (Fig. 15) besitzt 5 Beinpaare, von welchen aber nur das dritte, vierte und fünfte für die Lokomotion in Betracht kommen. Bewegt sich das Tier vorwärts, so wirkt das dritte Beinpaar durch Zug, das fünfte durch Stoß, d. h. das dritte Beinpaar

leistet Arbeit bei der Lokomotion durch Kontraktion der Beuger des dritten Gelenkes, das fünfte Beinpaar wirkt durch Kontraktion der Strecker des dritten Gelenkes. Das vierte Beinpaar wirkt bei *Palaemonetes* meist wie das fünfte. Die Beuger des dritten und die Strecker des fünften Beinpaares sind assoziierte Muskelgruppen.

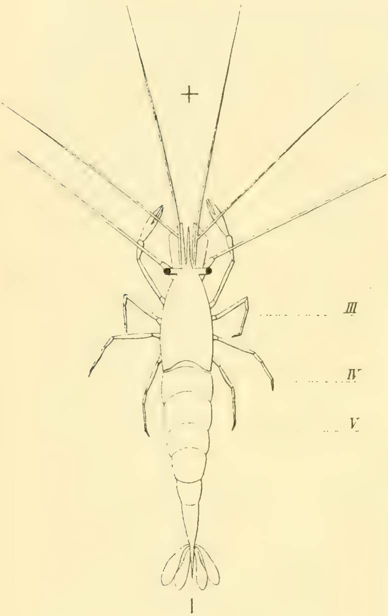


Fig. 15.

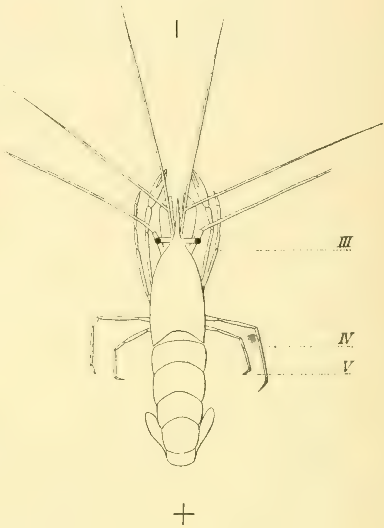


Fig. 16.

Fig. 15. Wirkung des absteigenden Stromes auf *Palaemonetes*. Dem dritten Beinpaar ist die Arbeitsleistung durch Beugung und Zug, dem fünften durch Streckung erleichtert. Das Abdomen ist gestreckt.

Fig. 16. Aufsteigende Durchströmung von *Palaemonetes*. Dem dritten Beinpaar ist dic Streckung, dem fünften die Beugung und der Zug erleichtert. Das Abdomen ist gebeugt. Dem Tier ist die Rückwärtsbewegung zur Anode erleichter .

Wir schildern die Wirkung mittelstarker Ströme. Befindet sich ein *Palaemonetes* zu Anfang des Versuches mit dem Kopf gegen die Kathode und mit der Medianebene in der Richtung des Stromes und läßt man die Stromstärke langsam und vorsichtig anwachsen, so zeigt sich die Wirkung der Durchströmung in einer Aenderung der Stellung der Beine. Das dritte Beinpaar wird gestreckt, das fünfte gebeugt (Fig. 16). Das zeigt, daß dem Tier im dritten Beinpaar die Streckung erleichtert ist, während ihm im fünften Beinpaar die Beugung erleichtert ist. Mit anderen Worten, der Strom beeinflußt das Zentralnervensystem in dem Falle so, daß dem Tier die Rückwärtsbewegung

zur Anode erleichtert, die Vorwärtsbewegung zur Kathode erschwert ist. Man sieht auch in der Tat, daß ein solches Tier, wenn es sich in Bewegung setzt, rückwärts zur Anode wandert. Es kann auch zur Kathode wandern, aber nur mit Anstrengung und langsam.

Befindet sich ein *Palaemonetes* zu Anfang des Versuches mit dem Kopf gegen die Anode und mit der Medianebene in der Richtung des Stromes (Fig. 15) und läßt man die Stromstärke langsam von Null an wachsen (indem man den Widerstand in einer Nebenschließung vorsichtig und langsam zunehmen läßt), so tritt ebenfalls eine charakteristische Aenderung in der Stellung der Beine ein. Das dritte Beinpaar zeigt ein Ueberwiegen der Spannung der Beuger über die der antagonistischen Strecker, das fünfte Beinpaar zeigt die Streckstellung, d. h. ein Ueberwiegen der Spannung der Strecker über die der Beuger. Das Tier kann energisch mit den Beugern des dritten und den Streckern des fünften Beinpaares arbeiten. In der Tat sehen wir, daß die Tiere, sobald sie sich auf einen äußeren oder inneren Reiz in Bewegung setzen, die Vorwärtsbewegung ausführen und zur Anode gelangen. Sie können sich auch zur Kathode bewegen aber sie tun das nur unter sichtlicher Anstrengung und langsam.

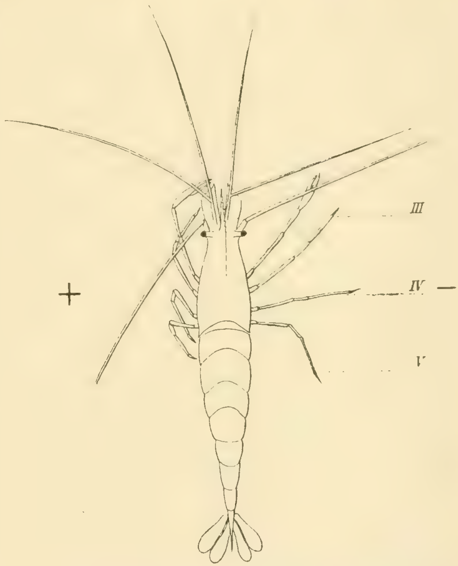


Fig. 17. Stellung von *Palaemonetes* bei seitlicher Durchströmung. Beugung der Beine auf der Anodenseite, Streckung auf der Kathodenseite.

Wird das Tier zu Beginn des Versuches seitlich von den Stromlinien getroffen, so nehmen die der Anode zugekehrten Beine Beugestellung, die der Kathode zugekehrten Streckstellung an, wie in Fig. 17. Diese Stellungswanderung ist dadurch bedingt, daß dem Tier die Arbeit der Beuger auf der Anodenseite und die der Strecker auf der Kathodenseite erleichtert ist. Dieser Zustand muß dem Tier die Bewegung seitwärts zur Anode erleichtern, was man auch beobachtet. Meist wird jedoch die Seitwärtsbewegung nicht sehr lange fortgesetzt, da das Tier früher oder später sich in die Richtung des Stromes einstellt. Auf diese Weise versteht man, daß die Tiere sich an der Anode sammeln, ohne daß es zu einer bestimmten Einstellung derselben durch den Strom zu kommen braucht.

Aehnlich wie auf die Beine ist die Wirkung des Stromes auf die Muskeln der Schwimmorgane. *Palaemonetes* kann vorwärts oder rückwärts schwimmen. Das Vorwärtsschwimmen wird dadurch herbeigeführt, daß die Abdominalabhänge mit größerer Energie schwanzwärts bewegt werden als kopfwärts. Die Schwanzflossen können durch eine energische Streckung des Abdomens dabei mitwirken. Bei dem Rückwärtsschwimmen schlagen die Abdominalanhänge mit größerer Kraft kopfwärts und weniger energisch in der entgegengesetzten Richtung. Dabei können wegen der kräftigen Entwicklung der Beuger des Abdomens die Schwanzflossen mit großem Erfolge verwendet werden, so daß das Rückwärtsschwimmen viel energischer erfolgt als das Vorwärtsschwimmen. Geht der Strom in der Richtung vom Schwanz zum Kopf durch das Tier, so ist das Abdomen gebeugt (Fig. 16). Das Tier kann also besser das Abdomen beugen als strecken und so ist es leichter für ein solches Tier rückwärts zur Anode als vorwärts zur Kathode zu schwimmen. Wir sehen auch tatsächlich, daß ein Rückwärtsschwimmen zur Anode eintritt.

Geht der Strom vom Kopf zum Schwanze durch das Tier, so ist sein Abdomen gestreckt (Fig. 15). Die Streckung des Schwanzes ist also für das Tier jetzt leichter als die umgekehrte Stellung. Deshalb ist es leichter für das Tier, vorwärts zur Anode als rückwärts zu schwimmen, und es schwimmt meist zur Anode.

Die Versuche von Hermann, Blasius und Schweizer, sowie von Loeb lassen keinen Zweifel, daß der galvanische Strom bei höheren Tieren auf das Zentralnervensystem wirkt und daß durch die Einwirkung auf das Zentralnervensystem die hier beschriebenen Wirkungen erzielt werden.

Diese Beobachtungen stützen die Ansicht, daß auch die heliotropischen Wirkungen bei Insekten und Crustaceen darauf beruhen, daß durch eine Modifikation des Zentralnervensystems der Gebrauch bestimmter Muskelgruppen dem Tier erleichtert, der Gebrauch antagonistischer Muskelgruppen aber erschwert ist. Nur handelt es sich beim Galvanotropismus um direkte Modifikation des Zentralnervensystems durch den Strom, beim Licht durch eine indirekte, durch die Körperoberfläche vermittelte. Dadurch, daß die Retina in bestimmter Weise mit den assoziierten Muskelgruppen in beiden Körperhälften und verschiedenen Segmenten verknüpft ist, kommt es, daß auch bei Arthropoden durch das Licht geordnete tropistische Reaktionen zu stande kommen.

Als Beispiel für das galvanotropische Verhalten von Wirbeltieren unter dem Einfluß des Stromes mögen *Amblystoma*-Larven dienen (Loeb und Garrey, 157), welche, wie die meisten höheren Tiere, eine Neigung haben, zur Anode zu gehen. Läßt man den Strom längsweise vom Kopf zum Schwanze hin durch das Tier gehen, so beobachtet man bei langsamer Steigerung der Stromintensität eine Aenderung in der Haltung des Tieres. Der Kopf, der normalerweise erhoben ist, wird gesenkt und berührt den Boden (Fig. 18). Der Körper wird auf der ventralen Seite konkav, auf der dorsalen konvex. Diese Wirkung kann auf nichts anderem beruhen, als auf einer solchen Aenderung der Tonusverhältnisse, daß dadurch die Spannung der Längsmuskeln der Wirbelsäule auf der ventralen Seite erhöht, auf der dorsalen Seite verringert wird. Bei weiterer Zunahme der Stromstärke tritt allmäh-

lich eine solche Tonusänderung ein, daß das Rückwärtsstemmen der Beine und damit die Progressivbewegung nach vorwärts erleichtert ist.

Das Zentralnervensystem ist also durch den Strom so modifiziert worden, daß die Progressivbewegung zur Anode erleichtert, die zur Kathode erschwert ist. Durchströmt man das Tier in umgedrehter Richtung und steigert man die Stromstärke sehr langsam, so tritt durch die Wirkung des Stromes eine Hebung des Kopfes und Schwanzes ein. Der Körper wird konkav auf der dorsalen, konvex auf der ventralen Seite (Fig. 19). Die Rückenmuskulatur gerät in stärkere Spannung als die Bauchmuskulatur. Der Körper ist völlig steif und zwar mehr als in antidromer Stellung. Wir haben es mit



Fig. 18. *Amblystoma*-Larve bei absteigender Durchströmung. Die Wirbelsäule ist konvex nach oben, die Beine sind nach hinten gestreckt, wie wenn die Vorwärtsbewegung erleichtert wäre.

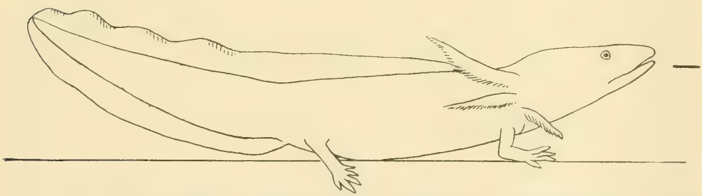


Fig. 19. Aufsteigende Durchströmung von *Amblystoma*. Die Wirbelsäule ist konkav nach oben, die Beine mehr nach vorwärts gestreckt. Die Vorwärtsbewegung ist erschwert.

einem ausgeprägten Opisthotonus zu tun. Der Mund ist in dieser Einstellung meist weit offen, das Tier sucht ihn zu schließen, aber der Unterkiefer sinkt immer wieder herunter. Fährt man mit der Erhöhung der Stromintensität fort, so treten auch Stellungsänderungen in den Beinen ein. Die Hinterbeine werden nach vorn gestemmt, die Vorderbeine ebenfalls, nur daß die Erscheinung hier wieder etwas komplizierter ist. Die Stellung der Beine ist so, als ob dem Tiere die Vorwärtsbewegung erschwert, die Rückwärtsbewegung erleichtert wäre.

Stellt man ein *Amblystoma* transversal gegen den Strom ein, so bemerkt man eine Spannungszunahme der Seitenmuskulatur der Wirbelsäule auf der Anodenseite. Das Tier hat eine Neigung, auf dieser Seite konkav zu werden. Zweitens besteht eine Neigung, nach der Anodenseite umzufallen. Bevor das Tier wirklich nach der Anodenseite fällt, kann man es leicht nach der Anode rollen, während das Tier einer passiven Rollung gegen die Kathode hin widersteht. End-

lich treten Stellungsänderungen der Extremitäten der Art ein, wie sie bei Kreisbewegungen nach der Anodenseite natürlich sind.

Diese von Loeb und Garrey gefundenen Reaktionen dürften allgemeine Gültigkeit bei Wirbeltieren haben, welche galvanotropische Erscheinungen zeigen. Als Beleg zitieren wir folgende Angaben von Blasius und Schweizer (145), über das galvanotropische Verhalten von Aalen. „Der aufsteigende Strom führt uns ein sehr charakteristisches Bild vor Augen. Das Tier macht den Eindruck, als wenn es mit Anspannung aller Muskeln aufs äußerste gegen die Einwirkung einer heftigen Tortur anzukämpfen suchte. Das Maul ist aufgesperrt und die Haltung des Kopfes opisthotonisch . . . . Dagegen war bei jungen Aalen in hohem Grade auffallend der Unterschied im Schwimmen gegen und mit dem Strome. Gegen die Anode bewegen sie sich ruhig und leicht, gegen die Kathode wie wenn sie einen großen Widerstand fänden oder ein bedeutendes Gewicht ziehen müßten.“ Genau dasselbe findet sich bei Amblystomen und Crustaceen; sie können zur Kathode gehen, nur ist diese Bewegung anstrengender als normal, während die Bewegung zur Anode erleichtert ist. Alles das stützt die in bezug auf heliotropische Tiere ausgesprochene Ansicht, daß die einseitig im Großhirn operierten Tiere die beste Analogie für das Verständnis der tropistischen Erscheinungen bilden.

Hermann gab die folgende Erklärung der Tatsache, daß sich Froschlarven mit dem Kopf zur Anode einstellen: „Der aufsteigende Strom (von Schwanz zu Kopf) bewirkt lebhafte Unruhe, welche sich zum mindesten durch Schlängeln kundgibt, der absteigende Strom wirkt dagegen nicht erregend, ja sogar, wie es scheint, bewegungshemmend oder lähmend . . . . Nimmt man an, daß die Larven unter dem Einfluß des Stromes solche Lagen aufsuchen, bei welchen keine Erregung stattfindet — ein Bestreben oder ein Instinkt, der allen Geschöpfen eigen ist — so muß es schließlich dahin kommen, daß alle Larven sich so einstellen, daß sie absteigend durchflossen werden, d. h. daß sie den Kopf der Anode zuwenden.“

Blasius und Schweizer verallgemeinern das, indem sie den Satz aufstellen: „Bei Wirbeltieren und auch bei vielen niederen Tieren wirkt der absteigende Strom meistens beruhigend, der aufsteigende erregend.“

Demgegenüber wies Loeb mit Maxwell resp. Garrey darauf hin, daß Hermann sowie Blasius und Schweizer in einen Irrtum verfallen sind, indem sie nur die Zwangszustände bei aufsteigendem Strome bemerkten, die bei absteigendem Strome aber übersahen. Zweitens arbeiteten Hermann, Blasius und Schweizer mit beinlosen Individuen und konnten daher den Zusammenhang zwischen Beinstellung und Galvanotropismus nicht beobachten.

Zur Erklärung der Stromwirkung nahmen Blasius und Schweizer an, daß das gesamte Zentralnervensystem wie eine Einheit wirke und daß alles darauf ankäme, ob der vordere Teil desselben, nämlich das Gehirn, in Anelektrotonus oder Katelektrotonus gerate. „Der absteigende Strom lähmt die Hirnfunktion und unterbricht die Reflexbogen, der aufsteigende erhöht die Funktion des Hirnes und des oberen Rückenmarkes und erleichtert die Reflexübertragung.“ Hermann und Matthias wiesen demgegenüber darauf hin, daß „es nicht auf die äußere Kathode und Anode des Stromes ankommt, sondern auf die Aus- und Eintrittsstellen desselben an den Protoplasmen der

wirksamen Gebilde, auf die sogenannten physiologischen Elektroden". LOEB und MAXWELL bezw. LOEB und GARREY schlossen sich der Ansicht HERMANNS an und suchten eine Erklärung der Erscheinungen von deren Gesichtspunkt zu geben, worauf wir hier nicht eingehen können.

Wie beim Licht nehmen wir auch bei den Wirkungen des galvanischen Stromes in letzter Instanz eine chemische Beeinflussung an. LOEB und MAXWELL und LOEB und BUDGETT suchten zuerst die galvanotropischen Erscheinungen dadurch zu erklären, daß sie eine Ansammlung von Ionen (und sekundäre chemische) Wirkungen an den Grenzen von zwei Elektrolyten annahmen. Die Ansicht, daß die physiologischen Stromwirkungen durch eine Aenderung in der Konzentration der Ionen bedingt sei, dürfte heute allgemein zugegeben werden, so daß nur die Frage zu beantworten bleibt, welche Ionen die elektrotonischen Erregbarkeitsänderungen bestimmen, die den galvanotropischen Erscheinungen zugrunde liegen. Bis jetzt hat nur LOEB (160) eine bestimmtere Ansicht hierüber ausgesprochen, die von der Voraussetzung ausgeht, daß die Verschiedenheiten in der Geschwindigkeit, mit der die verschiedenen Ionen wandern, zu solchen Aenderungen der Erregbarkeit führen, wie wir sie beim Elektrotonus wahrnehmen. Da es nun bekannt ist, daß alle Salze, welche die Konzentration der Ca-Ionen im Nerven herabsetzten, dessen Erregbarkeit erhöhen, — also wie der Katelektrotonus wirken — z. B. Oxalate, Zitrate, Phosphate, Sulphate, so nahm LOEB an, daß auch in der katelektrotonischen Strecke des Nerven bei der Durchströmung die Konzentration der Ca- und Mg-Ionen verringert, daß sie aber an der Anode erhöht wird. Die Möglichkeit hierfür ist in der Tat gegeben, wenn wir berücksichtigen, daß die Anionen von der Kathode fortwandern und sich an der Anode ansammeln, und daß außerordentliche Unterschiede in der Wanderungsgeschwindigkeit der anorganischen Anionen, besonders des Cl, und der organischen Anionen bestehen. Die letzteren wandern viel langsamer als die ersteren. Da nun $CaCl_2$ viel löslicher und viel stärker dissoziiert ist als die Calciumsalze der höheren Fettsäuren, so muß eine Verarmung der Kathodenstrecke an Chlorionen auch indirekt eine Verarmung an freien Ca- und Mg-Ionen im Gefolge haben; das bedingt die Erregbarkeitserhöhung an der Kathode während der Durchströmung. An der Anode nimmt das Verhältnis der anorganischen zu den organischen Anionen und damit die Konzentration der freien Ca-Ionen zu; daher die Abnahme der Erregbarkeit.

BANCROFT ging von der Ueberlegung aus, daß, wenn diese Ansicht richtig sei, es gelingen müsse, den Sinn des Galvanotropismus dadurch umzukehren, daß man den Gehalt der Zellen an Ca künstlich ändert. Das hat er auch nachweisen können (140). So konnte er zeigen, daß die Natriumsalze der Oxalsäure, Kohlensäure, Phosphorsäure, Schwefelsäure Paramaecien zwingen, anstatt zur Kathode vorwärts zur Anode zu gehen. Während des vorübergehenden Bestehens dieses anodalen Galvanotropismus findet eine Vorwärtsstellung der Cilien auf der Anodenseite statt. In diesem Falle findet, wie schon erwähnt, die Erregung auf der Anodenseite statt.

Durch die Zurückführung der galvanotropischen Reaktionen auf Aenderungen in der Konzentration gewisser Ionen ist auch dieses Gebiet für das Massenwirkungsgesetz erschlossen.

IV. Geotropismus.

Unter Geotropismus im engeren Sinne verstehen wir die Tatsache, daß viele Tiere und Pflanzen gezwungen sind, ihren Körper in bestimmter Weise gegen den Schwerpunkt der Erde zu orientieren oder entweder vertikal aufwärts oder abwärts zu kriechen. Was die Pflanzen betrifft, so sei kurz daran erinnert, daß die Spitzen vieler Sproßachsen horizontal gelegter Pflanzenstengel sich aufwärts krümmen, die Wurzeln dagegen nach abwärts (negativer resp. positiver Geotropismus). Es sei ferner daran erinnert, daß Knight durch seine Versuche mit der Zentrifuge die Rolle der Schwerkraft in diesen Fällen mit Sicherheit nachwies, indem er zeigte, daß die Wurzeln auf einer rotierenden Drehscheibe sich gegen die Peripherie, die Sproßachsen dagegen gegen das Zentrum der Scheibe krümmen. Auf die Existenz von Geotropismus bei Tieren wies Loeb zuerst hin (194a), er zeigte, daß die als „Erhaltung des Gleichgewichtes“ beschriebenen Erscheinungen bei Tieren nur Ausdruck einer Schwerkraftwirkung seien. Unter Geotropismus sollen nun hier drei Gruppen von Erscheinungen beschrieben werden, die vielleicht nur insoweit einheitlich sind, als überall die Schwerkraft die Ursache der Orientierung ist; im übrigen können aber Verschiedenheiten des Mechanismus vorhanden sein.

a) Spezifisch geotropische Erscheinungen bei Tieren. Die erste Beobachtung über geotropische Wachstumskrümmungen bei Tieren rührt von Loeb her, der Geotropismus bei einem Hydroidpolypen, *Antennularia antennina*, nachwies.

Antennularia antennina besteht aus einem ca. 1 mm dicken, oft bis 20 cm langen Hauptstamm *SS* (Fig. 20), der sich meist kerzengerade aus einem Gewirr sehr dünner, filzartig verschlungener Wurzelfasern erhebt. Am Hauptstamm entspringen in regelmäßiger Folge ganz feine kurze unverzweigte Seitenäste, an deren Oberseite Polypen und Nematophoren sitzen. Bringt man nun einen solchen Stamm in irgendeine von der Vertikalen abweichende Orientierung, so beginnt die Spitze des Stammes, falls sie überhaupt weiterwächst, sich ganz scharf in die Vertikale zurückzukrümmen und in vertikaler Richtung weiterzuwachsen. Nur der neu hinzuwachsende Teil der Spitze ist imstande, diese Aenderung der Orientierung auszuführen. Bleibt die Orientierung dann unverändert, so wächst der Stamm mathematisch genau in der Vertikalen weiter, und zwar stets nach aufwärts; er ist negativ geotropisch. Die Stolonen wachsen dagegen vertikal abwärts, sie sind positiv geotropisch, doch ist die Richtung der abwärts wachsenden Wurzeln nicht so scharf geradlinig wie die der aufwärts wachsenden Sprosse (Fig. 21). So oft und wie man auch die Orientierung des Hauptstammes gegen die Vertikale ändert, krümmt er sich in die Vertikale und wächst in dieser Richtung aufwärts (196, 197). Noch viel schöner läßt sich der Geotropismus dieser Form bei der folgenden Regenerationserscheinung zeigen. Schneidet man ein Stück aus einem Stamm von *Antennularia* und legt man denselben horizontal, so hören die Enden des Stammes oft auf, zu wachsen, aber auf der Oberseite des horizontal liegenden Stammes wachsen neue Stämme vertikal aufwärts (Fig. 22). Alle abwärts gerichteten Zweige fangen an, vertikal nach unten zu wachsen, und zwar sind



Fig. 20.

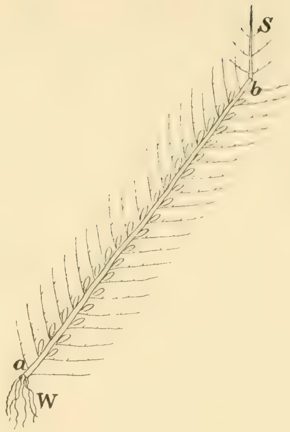


Fig. 21.



Fig. 22.



Fig. 23.

Fig. 20. Stamm *SS* und Wurzeln von *Antennularia antennina,* einem Hydroidpolypen.

Fig. 21. Geotropismus bei *Antennularia.* *ab* Stück eines Stammes, das schief gestellt ist. *S* das neue Stück des regenerierenden Stammes wächst vertikal aufwärts, die Wurzel *W* vertikal abwärts. (Schematisch.)

Fig. 22. Geotropismus bei horizontal gelegtem Stengel von *Antennularia.* Auf der Oberseite wächst ein Sproß *cd* vertikal aufwärts, die nach unten gerichteten Seitensprosse wachsen in positiv geotropische Wurzeln aus.

Fig. 23. Negativer Geotropismus bei Paramäcien. (Nach PÜTTER.)

die neu wachsenden Organe richtige Wurzeln. In der unmittelbaren Nähe eines neugebildeten Stammes können auch die Zweige der Oberseite zu Wurzeln auswachsen. Diese letzteren aber krümmen sich alsbald abwärts (Fig. 22).

JENSEN (190) beobachtete Geotropismus bei Infusorien. Er fand, daß Paramäcien sich in einem vertikalen Rohre stets an dem höchsten Punkte sammeln (Fig. 23), und daß sie durch aktive Cilienbewegung

aufwärts geführt werden. Loeb hatte früher eine Tendenz zum Aufwärtskriechen bei gewissen Tieren, z. B. der Holothurie *Cucumaria cucumis*, beobachtet. *Cucumaria* hat einen langgestreckten fünfkantigen Körper von etwa 10 cm Länge oder darüber. An jeder der fünf Kanten stehen zwei Längsreihen kleiner Füße, mit denen das Tier imstande ist, selbst an glatten Glaswänden emporzukriechen. Bringt man diese Tiere in ein Aquarium, so kriechen sie auf dem Boden so lange umher, bis sie an eine vertikale Wand gelangen; sie klettern alsdann an derselben empor und bleiben an der höchsten Spitze derselben, wenn möglich dicht unter dem Wasserspiegel, sitzen, und zwar dauernd.

Läßt man eine *Cucumaria* sich an einer vertikalen Glaswand festsetzen, die man beliebig im Aquarium um eine horizontale Achse drehen kann, so ist das Tier unermüdlich, immer wieder nach oben zu kriechen, so oft man die Scheibe um 90° gedreht hat. Um eine kompensatorische durch die Zentrifugalkraft ausgelöste Bewegung handelt es sich dabei nicht; während der Drehung der Scheibe bleibt das Tier nämlich in Ruhe, und lange nachher, vielleicht $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde nach dem Aufhören der Drehung, beginnt es erst seine Wanderung nach oben.

Es handelt sich auch nicht um eine Wirkung des von oben einfallenden Himmelslichtes, da sie auch bei von unten fallendem Licht in die Höhe kriechen. Auch Sauerstoffbedürfnis treibt sie nicht nach oben, da sie in einem umgestülpten mit Wasser gefüllten Becherglas, aus dem alle Luft durch Wasser verdrängt war, nach oben kriechen. Es handelt sich ferner nicht darum, daß der hydrostatische Druck die Tiere zwingt, emporzukriechen. Denn bringt man die Tiere in eine ganz flache Schale, in der die Wasserhöhe nur 1—2 cm beträgt, so daß die Tiere sich eben unter dem Wasserspiegel befinden, so gehen sie gleichwohl an die vertikale Wand und heften sich an dieser fest, obwohl sie damit der Oberfläche nicht näher kommen, als sie schon ohnedies sind. *Actinia mesembryanthemum* in Neapel und ein Seestern, *Asterina gibbosa*, verhalten sich ähnlich.

Loeb wies darauf hin, daß der Geotropismus wie auch der Heliotropismus ein wichtiger Faktor für die Tiefenverteilung der Seetiere ist. Tiere mit negativem Geotropismus werden infolge ihres Tropismus gezwungen, Bewohner der Oberfläche des Ozeans zu sein.

Was nun die Erklärung für das Zustandekommen dieser Erscheinungen betrifft, so liegt es am nächsten, von der Erfahrung beim Froschei auszugehen, bei dem die erste Furchungsebene vertikal steht. Das hat seinen Grund darin, daß hier zwei Massen von Protoplasma von verschiedenem spezifischen Gewicht vorhanden sind, von denen die spezifisch leichtere immer oben schwimmen muß.

Ein ähnliches Verhalten bei Zellen von *Antennularia* würde die geotropischen Erscheinungen in diesem Falle erklären, wenn wir die weitere Annahme hinzufügen, daß die spezifisch leichtere Substanz die Entstehung von Sprossen, die spezifisch schwerere Substanz die Entstehung von Stolonen bedingt.

Für die Erklärung des negativen Geotropismus bei Paramäcien nimmt Jensen an, daß die Verschiedenheiten des hydrostatischen Druckes an dem oberen und unteren Ende des Tieres diese Erscheinung bestimmen. Konsequenterweise müßte man aber dann auch annehmen, daß Unterschiede in der Lichtintensität am vorderen und

hinteren Ende des Tieres seine heliotropischen Progressivbewegungen bestimmen. JENSEN zieht auch einen solchen Schluß. Diese letztere Annahme wird aber hinfällig durch die Tatsache, daß die positiv heliotropischen Tiere auch dann zur Lichtquelle wandern, wenn sie dabei aus intensivem Licht in schwächeres Licht geraten.

JENNINGS und LYON haben die Unhaltbarkeit der Ansicht von JENSEN nachgewiesen. Sie haben erstens berechnet, daß das Tier eine Empfindlichkeit für Unterschiede des hydrostatischen Druckes haben müßte (es müßte Unterschiede von einem Millionstel empfinden), welche die Unterschiedsempfindlichkeit des Menschen außerordentlich übertrifft. Zweitens hat LYON (202) durch direkte Versuche gezeigt, daß die Theorie von JENSEN unhaltbar ist. Er kommt zum Schluß, daß die Schwerkraft auf die innere Konstitution der Zelle wirkt. Dazu muß die Annahme gemacht werden, daß das Protoplasma des *Paramaecium* Stoffe von verschiedener Dichtigkeit enthält. Es läßt sich nun nach LYON nachweisen, daß solche Verschiedenheiten des spezifischen Gewichtes im Körper von *Paramaecium* tatsächlich existieren.

Schwimmt das Tier seitlich, so muß durch die Verschiebungen der Druck- und Zugverhältnisse im Innern des Tieres eine solche Aenderung der Tätigkeit der Cilien zustande kommen, daß die Cilien auf der Unterseite kräftiger (nach hinten) schlagen, als die Cilien der Oberseite; dadurch wird das Hinterende nach unten gerichtet. Sobald die Längsachse wieder in der Richtung der Vertikalen steht, fällt der Grund für die ungleichmäßige Tätigkeit der Cilien auf beiden Seiten fort, und das Tier schwimmt nach oben.

Eine ähnliche Ansicht wird dann auch für Fälle von *Cucumaria* maßgebend sein, wobei zu berücksichtigen ist, daß Substanzen von verschiedenem spezifischen Gewicht nur in bestimmten Zellen vorhanden zu sein brauchen.

b) Geotropische Orientierung der Augen bei Tieren.

Wir gehen zu der zweiten Gruppe von geotropischen Erscheinungen über, nämlich daß verschiedene Tiere gezwungen sind, ihre Augen in bestimmter Weise gegen den Horizont einzustellen. Dies zeigt sich darin, daß, wenn wir die Stellung des Tieres gegen den Horizont ändern, die Augen das Bestreben haben, in der alten Orientierung zum Horizont zu verharren, und infolgedessen eine abnorme Stellung zum Körper einnehmen. Legt man ein Tier, z. B. Fische oder Kaninchen, auf die linke Seite, so haben beide Augen das Bestreben, sich nach rechts zu drehen. Diese abnorme Stellung der Augen bleibt so lange erhalten, als das Tier in der Zwangsstellung bleibt.

Die ersten systematischen Untersuchungen dieser Art für die Augen wirbelloser Tiere — für Wirbeltiere waren dieselben früher bekannt — rühren von G. P. CLARKE her (184), der an Brachyuren arbeitete, nämlich *Gelasimus* und *Platyonichus*. Bei diesen Krebsen nehmen die Augenstiele unter normalen Bedingungen eine bestimmte Stellung gegen den Horizont ein. Aendert man die Stellung der Tiere gegen den Horizont, indem man sie um eine transversale oder longitudinale Achse dreht, so ändert sich die Stellung der Augen gegen den Körper des Tieres, indem sie sich um dieselbe Achse, aber in entgegengesetztem Sinne drehen. Diese abnorme Stellung der Augen hält solange an, als die Tiere in der abnormen

Stellung bleiben. Diese Erscheinungen haben mit dem Licht und dem Sehen der Tiere nichts zu tun, denn Clarke konnte zeigen, daß sie auch dann eintreten, wenn man die Cornea der Tiere schwärzt. Ich selbst habe mich überzeugt, daß sie auch dann eintreten, wenn man die Tiere im Dunkelzimmer in die abnorme Stellung bringt.

Diese Erscheinungen werden anscheinend in den Organen des Tieres ausgelöst, welche als Otocysten oder Hörorgane bezeichnet werden. Denn wenn Clarke diese im Basalglied der kleinen Antennen gelegenen Organe ausschnitt, so hörten diese Reaktionen auf. Exstirpation von nur einer der beiden Otocysten hatte keine Wirkung. Im Hinblick auf die später zu erörternde Otolithentheorie sei bemerkt, daß die Brachyuren keine Otolithen besitzen, daß diese Theorie also hier nicht in Betracht kommen kann.

Loeb hatte schon früher solche geotropischen Stellungsänderungen der Augen bei Fischen festgestellt und bei Haifischen gefunden, daß Durchschneiden der beiden Hörnerven diese geotropischen Augenreaktionen völlig aufhob (195). Daß auch bei Fischen, welche Otolithen besitzen, die Entfernung des Otolithen allein die Reaktionen nicht abschwächt, war von Lyon an Pleuronectiden gezeigt worden.

c) Als dritte Gruppe von Erscheinungen kommt hier die sogenannte Erhaltung des Gleichgewichtes der Tiere in ihrer Abhängigkeit vom Ohre in Betracht. Bei dem beschränkten Raum, der uns zur Verfügung steht, können wir auf die außerordentlich umfangreiche Literatur über diesen Gegenstand bei Wirbeltieren nicht eingehen, und wir beschränken uns darauf, ein paar die Wirbellosen betreffende Fälle herauszugreifen.

Delage (187) hatte gezeigt, daß bei Crustaceen und Cephalopoden eine Exstirpation der Otocysten zu Orientierungsstörungen führen kann, welche man bei normalen Tieren nicht beobachtet. Die Tiere konnten, namentlich wenn sie aufgeregt waren, leicht auf die Seite fallen oder auf dem Rücken schwimmen. Wurden solche Tiere auch noch geblendet, so wurden die Störungen äußerst deutlich. Solche Tiere rollen um die Längsachse und schwimmen auf dem Rücken. Der Umstand, daß die Exstirpation der Augen erst hinzukommen muß, um die Erscheinung deutlich zu machen, beweist, daß das Auge die durch Entfernung der Otocysten bedingten Gleichgewichtsstörungen hemmen kann. Die Tendenz von *Daphnia*, das Auge gegen eine Lichtquelle orientiert zu halten, läßt es verstehen, wie der Heliotropismus in solchen Fällen die durch Ausfall des Geotropismus bedingten Störungen kompensieren kann.

Bei vielen Crustaceen (aber, wie schon erwähnt, nicht bei allen) enthält das Ohr Otolithen. Folgender bekannte und schöne Versuch von Kreidl (191) spricht dafür, daß der Otolith bei dem Zustandekommen dieser Reaktion mitverantwortlich ist. Es war bekannt, daß *Palaemon* bei der Häutung seine Otolithen verliert, und daß der Krebs nach der Häutung den Verlust dadurch ersetzt, daß er mittels seiner Scheren feinste Sandkörnchen vom Boden aufnimmt und in die Ohren steckt. Kreidl hielt nun solche Krebse in Schalen, die frei von Sand waren und die statt des Sandes fein gepulvertes Eisen enthielten. Nach der Häutung hatten diese Palämonen Eisenstaub in den Ohren. Es war nun möglich, zu prüfen, ob bei diesen Tieren ein Magnet ähnlich wirkte wie die Schwerkraft. War das der Fall, so war damit erwiesen, daß die Druck- resp. Zugwirkung der Oto-

lithen auf die Nervenenden mit dazu beiträgt, bei diesen Tieren die normale Orientierung zum Schwerpunkt der Erde zu erhalten. Kreidl fand nun in der Tat, daß, wenn man beispielsweise dem Tier einen Magneten von rechts und oben her nähert, dasselbe sich der physikalischen Anziehung der Eisenteilchen entgegen nach links und unten dreht. Das Tier benimmt sich also so, als ob die Aenderungen von Zug und Druck der Otolithen auf die mit ihnen verbundenen Nervenenden die Orientierung des Tieres zum Horizont bestimmten.

Aber ein für eine solche Theorie wichtiger Kontrollversuch ließ im Stich; wurden dem Tiere die Otolithenorgane völlig entfernt, so blieb seine Orientierung dennoch normal. Das könnte allerdings dadurch seine Erklärung finden, daß auch die Augen imstande sind, die Einstellung der Tiere gegen den Schwerpunkt der Erde zu regulieren.

Engelmann hatte den Gedanken ausgesprochen, daß die Otolithen die Erhaltung des Gleichgewichts bei Ctenophoren besorgen (188). Verworn (211a) beschreibt den Körper dieser Tiere folgendermaßen: „Der Körper der *Beroë* stellt bekanntlich einen langgestreckten, an einem Ende rundlich geschlossenen, am anderen Ende offenen zylindrischen Sack vor. Das offene Ende ist der Mundpol, das entgegengesetzte blinde Ende der Sinnespol. Am letzteren liegt nämlich der Sinneskörper, das sogenannte Otolithenorgan. Die Otocyste bildet ein Bläschen, dessen Basis von Flimmerzellen mit kurzen Wimpern gebildet wird. Nach den Seiten zu werden die Flimmerhaare sehr lang und sind zu einer kuppelförmigen Glocke verschmolzen. Von je zwei Seiten führt am Boden des Bläschens vom Zentrum ausgehend je eine Reihe von Flimmerzellen mit längeren Wimpern zu den sogenannten Polfeldern, zwei größeren, seitwärts vom Otolithenkörper gelegenen Sinnesorganen, deren Funktion noch unbekannt ist. Im Zentrum des Bläschens erheben sich aus dem Flimmerepithel des Bodens die vier sogenannten Federn, d. h. vier stärkere, aus einer Anzahl verschmolzener Wimpern bestehende, nach oben spitz zulaufende Plättchen, an deren vier Spitzen der Otolith selbst freibeweglich aufgehängt ist. Der Otolith besteht aus einem rundlichen Klumpen kleinerer runder konzentrisch geschichteter Körnchen, die untereinander festhaften. In ihnen sind die spitzen Enden der vier Aufhängefedern eingesenkt. An jede der vier Aufhängefedern schließt sich ebenfalls noch innerhalb der Glocke und am Boden derselben eine sogenannte Cilienplatte an, d. h. ein breiter Streifen von Flimmerzellen.“

Diese Cilienplatten kommunizieren mit den acht Rippen, die Reihen von Flimmerzellen darstellen. Das koordinierte Spiel der Flimmerzellen dieser Rippen bedingt die Progressivbewegung der Tiere.

Engelmann stellte sich nun vor, daß der Otolith die Orientierung der Ctenophoren im Wasser derart reguliere, daß bei Schiefstellung des Körpers die Vermehrung des Druckes des Otolithen auf seine Aufhängefedern auf der einen Seite und Verminderung auf der entgegengesetzten, die Schlagtätigkeit auf der ersteren Seite erhöhe, auf der anderen erniedrige, bis wieder die normale Gleichgewichtsstellung des Tieres erreicht sei. Verworn prüfte diese Hypothese durch Versuche an *Beroë* und glaubt dieselbe bestätigt zu haben. Es muß jedoch bemerkt werden, daß die Entfernung des Otolithen nicht gut möglich ist, ohne die Kontinuität der Leitungsbahnen zwischen den Rippen zu gefährden, und zweitens ist zu beachten, daß

Beroë ohnehin schon ähnlich wie ein Fallschirm gebaut ist und daher die Tendenz hat, auch ohne besonderen Regulator seine normale Einstellung im Wasser beizubehalten.

d) Die Reaktionen der Tiere auf der Drehscheibe.

Der Knightsche Versuch läßt sich bei Tieren anstellen und ergibt bei Wirbeltieren, daß die passive Rotation des Tieres Drehungen der Augen und des Körpers um die Rotationsachse, aber in entgegengesetzem Sinne, induziert (kompensatorische Bewegungen). Sobald die Bewegung der Drehscheibe unterbrochen wird, entstehen Nachdrehungen von seiten des Tieres, die eine Zeitlang andauern, aber im entgegengesetzten Sinne stattfinden wie die während der Drehung ausgeführten kompensatorischen Augenbewegungen und Drehungen des Tieres.

Es ist bekannt, daß diese Erscheinungen nach Durchschneidung beider Hörnerven aufhören, und daß sie daher wahrscheinlich im inneren Ohr ausgelöst werden. Es ist ferner bekannt, daß man seit Goltz und Mach die Lymphbewegung resp. die Schwankungen im Druck, welchen die Lymphe der Halbzirkelkanäle auf die Nervenenden ausübt, für diese Erscheinungen verantwortlich macht. Für diese Annahme spricht die Erfahrung von Flourens, Cyon, Ewald, Lee, Maxwell u. a., daß Reizung eines einzelnen der Halbzirkelkanäle Bewegung der Augen resp. des Kopfes, in der Ebene des Kanals bedingt. Dabei verdient aber ein Umstand noch nähere Aufklärung, nämlich wie es kommt, daß der horizontale Kanal so viel erregbarer ist als die beiden vertikalen Kanäle. E. P. Lyon (200) fand beim Haifisch, daß mechanische Reizung des horizontalen Kanals mit der größten Leichtigkeit Bewegungen der Augen in der Ebene des Kanals auslöst, während mechanische Reizung der vertikalen Kanäle niemals ein derartiges Resultat gab. Maxwell (204a) erhielt mit elektrischer Reizung der vertikalen Kanäle Bewegungen der Augen in den Ebenen der Kanäle; aber er bemerkt auch, daß diese Resultate viel leichter bei den horizontalen als bei den vertikalen Bogengängen zu erzielen sind.

Dagegen haben Lyon sowohl wie Maxwell gefunden, daß Zerstörung eines einzelnen Bogenganges die kompensatorischen Bewegungen in der Ebene des Kanals weder aufhebt noch schädigt. Ich selbst hatte früher bei Haifischen gefunden, daß das Ausschneiden aller häutigen Bogengänge keine Störung der kompensatorischen Bewegungen bedingt, solange die Nervenenden intakt sind.

Bei Wirbellosen hat Loeb zuerst Versuche auf der Drehscheibe angestellt und festgestellt, daß Insekten, z. B. die Stubenfliege auf der Drehscheibe während der Drehung kompensatorische Bewegungen im entgegengesetzten Sinne wie die Drehscheibe ausführen, gerade wie die Wirbeltiere, daß sie aber im Gegensatz zu den letzteren keine Nachdrehungen ausführen. Das wies darauf hin, daß die kompensatorischen Drehungen der Insekten eine andere Quelle haben als die bei Wirbeltieren. Das Rätsel wurde durch Rádl gelöst, der fand, daß die kompensatorischen Bewegungen der Insekten auf der Drehscheibe vom Auge aus ausgelöst werden, im Grunde also heliotropische oder Fixationserscheinungen sind (117). Lyon hatte schon gezeigt, daß, wenn man die Augen der Insekten mit Lampenruß bedeckt, die

kompensatorischen Bewegungen derselben auf der Drehscheibe aufhören.

Loeb hat nun bei einem für diese Zwecke ungemein günstigen Tier, der kalifornischen Eidechse, *Phrynosoma Blainvilli* (horned toad), zeigen können, daß auch bei Wirbeltieren die Reaktionen auf der Drehscheibe sich aus zwei Komponenten zusammensetzen, einem vom Auge und einem zweiten vermutlich vom Ohr aus ausgelösten Anteil (198).

„Setzt man die Eidechse auf eine horizontale Drehscheibe, und sorgt man dafür, daß ihre Augen geschlossen sind, so erfolgen während der langsamen Drehung der Scheibe mit der Hand nur sehr geringe oft unmerkliche kompensatorische Kopfbewegungen in einem der Drehrichtung entgegengesetzten Sinne. Bei rascherer Drehung oder vielleicht richtiger erheblicher Beschleunigung erfolgen deutliche kompensatorische Kopfbewegungen. Unterbricht man die Drehung plötzlich, so ist man überrascht über das verhältnismäßig große Ausmaß der kompensatorischen Nachdrehungen des Kopfes und deren lange Dauer. Das kommt sehr auffallend bei langsamen Drehungen der Scheibe zum Ausdruck, die während der Drehung keine oder nur eine geringe kompensatorische Kopfbewegung veranlassen. Hält man nach 30 Sekunden langem, sehr langsamem Drehen die Scheibe plötzlich an, so tritt eine mehrere Sekunden lange nystagmusartige Drehung des Kopfes, diesmal in der Richtung, in der die Scheibe ursprünglich gedreht war, ein. Bei rascherer Drehung der Scheibe ist die Nachwirkung ebenfalls viel ausgiebiger als die Wirkung während der Drehung der Scheibe. Bei den Nachwirkungen kommt es leicht zu völligen Drehbewegungen des Körpers, obgleich während der Drehung davon keine Rede war.

Rotiert man also die Eidechse mit geschlossenen Augen auf einer horizontalen Drehscheibe, so sind die kompensatorischen Nachdrehungen viel stärker als die während der Rotation stattfindenden kompensatorischen Bewegungen.

Rotiert man nun dieselbe Eidechse, wenn ihre Augen offen sind, auf einer horizontalen Drehscheibe, so tritt das umgekehrte Verhalten ein, wie das vorhin beschriebene. Während der Drehung der Scheibe macht das Tier ungemein kräftige kompensatorische Bewegungen, die wie immer in dem der passiven Drehung entgegengesetzten Sinne erfolgen; nach der Drehung tritt nur eine sehr geringe kompensatorische Drehung ein. Dieser Unterschied im Verhalten des Tieres auf der Drehscheibe, je nachdem seine Augen offen oder geschlossen sind, kann beliebig oft hintereinander an demselben Tier demonstriert werden. Er kann ebenso deutlich demonstriert werden, wenn man zwei Tiere gleichzeitig auf die Drehscheibe setzt, von denen eins die Augen offen und eins dieselben geschlossen hat.

Der Unterschied im Verhalten der beiden Tiere findet seine Erklärung in der Annahme, daß die kompensatorischen Bewegungen bei offenen Augen einen doppelten Ursprung haben, nämlich, daß sie erstens durch die Bewegung der Retinabilder und zweitens durch Druckänderungen in gewissen Organen, etwa den Nervenendigungen im inneren Ohr, ausgelöst werden. Es läßt sich nun leicht zeigen, daß diese beiden Wirkungen, die heliotropische und geotropische, während der Drehung im gleichen, nach der Drehung im entgegengesetzten Sinne wirken. Deshalb müssen die kompensatorischen

Kopfbewegungen bei offenen Augen während der passiven Rotation stärker sein als nach der Rotation. Drehen wir nämlich den Körper eines Tieres passiv nach rechts, so erfolgt während der Drehung eine Scheinbewegung der Objekte nach links. Bei niederen Tieren wirkt nun, wie wir später sehen werden, eine solche Scheinbewegung in dem Sinne, daß der Kopf den sich scheinbar bewegenden Gegenständen folgen muß. Da nun auch bei geschlossenen Augen während der passiven Rotation nach rechts geotropisch eine schwache Drehung des Kopfes nach links ausgelöst wird, so führt die algebraische Addition beider Wirkungen zu einer sehr energischen kompensatorischen Kopfbewegung nach links. Bei der kompensatorischen Nachwirkung ist es aber gerade umgekehrt. Wenn eine Person passiv nach rechts gedreht worden ist, so sehen wir, wenn die Rotation plötzlich unterbrochen wird, daß die Augen rasche zuckende Bewegungen nach links ausführen und langsame Bewegungen nach rechts. Nur die letzteren führen zur Empfindung von Scheinbewegungen der Objekte im Sehraum; diese Objekte scheinen sich nämlich nach links zu drehen (also im gleichen Sinne wie während der passiven Rotation). Wie erwähnt, erfolgen aber die geotropischen, d. h. bei geschlossenen Augen stattfindenden kompensatorischen Nachdrehungen des Kopfes bei voraufgegangener passiver Rechtsdrehung der Scheibe nach rechts. Die geotropische und die heliotropische Wirkung erfolgen also im entgegengesetzten Sinne und heben sich zum Teil auf.

Wenn der Unterschied im Verhalten des Tieres bei offenen und geschlossenen Augen nur von der Scheinbewegung der Objekte im Sehraum herrührt (oder richtiger von der Bewegung der Netzhautbilder in einem bestimmten Sinne), so muß die Eidechse innerhalb eines passiv bewegten Zylinders sich bei offenen Augen ebenso verhalten, wie auf der gewöhnlichen Drehscheibe mit geschlossenen Augen; vorausgesetzt, daß die Wände des Zylinders hinreichend hoch sind, um jede Scheinbewegung der Objekte auszuschließen. Denn da die Wände des Zylinders sich mit dem Tier bewegen, so ist eine Scheinbewegung der Sehobjekte ausgeschlossen. Ich setzte auf die Drehscheibe einen hohen Zylinder aus grauem Papier und konnte mich auf das schönste überzeugen, daß während der Rotation die Eidechse relativ schwache kompensatorische Bewegungen des Kopfes ausführte, selbst wenn die Augen offen waren; daß aber die kompensatorischen Nachwirkungen bei offenen Augen verhältnismäßig sehr stark waren, daß sich also das Tier so verhielt, wie wenn seine Augen geschlossen gewesen wären. Ein zweiter Beweis für die Richtigkeit unserer Erklärung liegt in dem Nachweis, daß es gelingt, bei der Eidechse Nystagmus und stetige Kopfbewegungen nach links auszulösen, wenn man eine konstante wirkliche oder Scheinbewegung der Objekte nach links von dem Auge des Tieres herbeiführt. Gerade eine Beobachtung dieser Art führte mich auf die hier mitgeteilten Versuche. Ich beobachtete eine solche Eidechse, die im Eisenbahnwagen von einem Kinde an das Fenster gesetzt wurde. Solange der Zug in Bewegung war, machte die zum Fenster hinausschauende Eidechse nystaktische Bewegungen des Kopfes in einer der Richtung des Zuges entgegengesetzten Richtung, also in der Richtung der Scheinbewegung der Objekte außerhalb. Setzte man die Eidechse mit dem Rücken gegen das Fenster, so hörten diese Kopfbewegungen auf.

Ich ließ nun im Laboratorium eine Rolle ‚endlosen‘ Papiers,

auf das vertikale Linien in kurzen Abständen gemalt waren, vor den Augen der in Ruhe befindlichen Eidechse sich bewegen. In einer Reihe von Fällen konnte ich so denselben Kopfnystagmus hervorrufen, den ich auch auf der Bahn beobachtete." (198.)

Wenn wir die Frage aufwerfen, wie etwa die Erscheinungen des Geotropismus auf das Massenwirkungsgesetz zurückzuführen sind, so ist bisher nur von Loeb die Vermutung ausgesprochen worden, daß hierbei Reaktionen in Betracht kommen, welche an der Grenze von zwei Phasen entstehen. Wir müssen annehmen, daß durch relative Verschiebung dieser zwei Phasen gewisse chemische Reaktionen beschleunigt resp. verzögert werden. Wie das denkbar ist, soll hier nicht näher ausgeführt werden; statt dessen sei der Leser auf das Kapitel „Geotropismus" in den „Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen" verwiesen (Loeb, 7).

V. Rheotropismus und Anemotropismus.

Die Erscheinungen des Rheotropismus sind nach Lyon nur ein spezieller Fall der vorhin beschriebenen Reaktion gegen Objekte, die sich relativ rasch am Auge vorbeibewegen. Man beobachtet, daß Fische sich in einem Strome oft gegen die Richtung des Stromes einstellen und eine bestimmte Stellung gegen die Objekte des Ufers oder Bodens beibehalten. Diese Erscheinung ist als Rheotropismus bezeichnet worden. Man hatte stets angenommen, daß die Reibung des Fisches am Wasser diese Orientierung bedinge. Lyon (215, 217) hat aber gezeigt, daß Fische, welche diese Erscheinung zeigen, das auch dann tun, wenn sie in einem geschlossenen Glasgefäß passiv durch das Wasser gezogen werden, obwohl sie in diesem Falle der Wirkung des Stromes, d. h. der Reibung des Wassers entzogen sind. Steht die Flasche still im Wasser, so ist von einer Orientierung keine Rede, die Tiere schwimmen in allen Richtungen umher; wird aber die Flasche losgelassen, so daß sie mit dem Strome flußabwärts treibt, so stellen sich alle Fische gegen die Richturg des Stromes und schwimmen in das stromaufwärts gelegene Ende der Flasche.

Daß es sich beim Rheotropismus um rein optische Einflüsse handelt, konnte ferner von Lyon dadurch bewiesen werden, daß, wenn das Aquarium ruhig stand und ein weißer Papierstreifen mit queren schwarzen Linien stetig vorbeibewegt wurde, die Fische sich gegen die Richtung, in der das Papier bewegt wurde, einstellten. In diesem Falle war aber die Erscheinung deutlicher bei jungen Fischen als bei älteren Exemplaren. Diese und andere Erscheinungen lassen keinen Zweifel daran, daß die als Rheotropismus beschriebene Erscheinung bei Fischen lediglich durch die Verschiebung der Netzhautbilder infolge der passiven Bewegung des Fisches durch den Strom bedingt ist, genau wie die Orientierung der Insekten auf der Drehscheibe.

Im Dunkeln und bei geblendeten Fischen (*Fundulus*) konnte Lyon feststellen, daß nur dann gelegentlich eine Orientierung und Schwimmen gegen den Strom stattfand, wenn die Tiere den Boden berührten, aber nicht, wenn sie frei schwammen. Es ist anscheinend in diesem Falle die passive Reibung des Tieres am harten rauhen Grunde, die zur Orientierung führt.

Was nun den Rheotropismus bei anderen Tieren betrifft, so ist er ebenfalls stets entweder optischen oder, wenn die Tiere am Boden liegen, taktilen Ursprunges, Hadley (214) zeigte, daß sich junge Hummern gegen eine sich bewegende Umgebung orientieren, und daß nur das Auge für die Orientierung verantwortlich ist. G. H. Parker hat nachgewiesen, daß bei *Amphioxus* wie bei Lyons blinden Fischen die Reibung am rauhen Boden die rheotropische Einstellung bedingt. Jennings macht dieselbe Annahme für die Orientierung von Paramäcien in fließendem Wasser.

Lyon hat beobachtet, daß Fische, die ein Auge verloren haben, noch normalen Rheotropismus zeigen. Das war zu erwarten, da ja bei Wirbeltieren jedes Auge mit beiden Hirnhälften verbunden ist, und nicht bloß mit einer, wie bei den Insekten.

Wheeler hat beobachtet, „daß viele Insekten, die einen schwebenden Flug besitzen, wie Syriphiden, Bibioniden, Anthomyiden, unter den Fliegen, sich mit der Körperachse in die Windrichtung stellen (219). Dieselbe Erscheinung wird auch bei solchen Fliegen beobachtet, die in tanzenden Schwärmen fliegen, ohne zu schweben.

Wheeler hat die Erscheinung mit Recht als ein Analogon des Rheotropismus der Fische bezeichnet. Vermutlich handelt es sich hier auch darum, daß die Verschiebung des Netzhautbildes, das durch die passive Bewegung des Tieres bedingt ist, die Ursache dieser Erscheinung bildet. Die früher erwähnte Empfindlichkeit der Fliegen gegen optische Bewegungsreize würde diese Ansicht unterstützen.

VI. Chemotropismus.

Die Orientierung gegen oder das Hinwandern zu Diffusionzentren chemischer Stoffe bezeichnen wir als Chemotropismus. Für die Lebensgestaltung der Tiere kommt der Chemotropismus in ganz hervorragender Weise in Betracht. Das Aufsuchen der Nahrung sowie das Auffinden des anderen Geschlechtes ist bei vielen Formen, insbesondere unter den Insekten, bedingt durch chemische Stoffe. Als schlagende Beispiele seien hier erwähnt die Eiablage von *Musca vomitoria* auf faulendem Fleisch, auf das die ausschlüpfende Larve für ihre Nahrung angewiesen ist. Ein Irrtum der weiblichen Fliege bei der Wahl des Ablageortes für die Eier würde die ganze kommende Generation gefährden. Ich habe oft Muskelsubstanz und Fett derselben Tierart dicht nebeneinander an Stellen gelegt, wo Fliegen brüteten. Die Eier wurden stets auf das Fleisch gelegt, nie auf das Fett. Ein Kontrollversuch zeigte, daß, wie zu erwarten, die Fliegen im Fett sich nicht entwickeln konnten. Es muß also wohl ein im Fleisch enthaltener flüchtiger (stickstoffhaltiger) Stoff sein, der die Fliege zum Fleische führt und hier weiter den Eilegereflex auslöst.

Was die Bedeutung der Diffusion chemischer Stoffe für die Paarung der Geschlechter anbetrifft, so sei folgender Versuch erwähnt. Ein Weibchen einer Schmetterlingsart wurde in einen hölzernen geschlossenen Kasten gesetzt, und der Kasten wurde dann in halber Höhe zwischen Boden und Decke eines Zimmers aufgehangen. Das Fenster wurde dann geöffnet. Anfangs war in der Umgebung des Hauses, das in der Vorstadt stand, kein männlicher Schmetterling derselben Art sichtbar. In der nächsten halben Stunde kamen nach-

einander drei männliche Schmetterlinge derselben Art in die Nähe des Hauses, machten am Fenster Halt, flogen in das Zimmer und setzten sich auf den Holzkasten nieder, in dem der weibliche Schmetterling sich befand, und blieben hier. Es kann sich hier nur um die Wirkung flüchtiger Stoffe gehandelt haben, die von dem weiblichen Schmetterling ausgingen.

Was uns nun bei den Tropismen interessiert, ist die Feststellung des Mechanismus, mit dem die Tiere zu der Diffusionsquelle geführt werden. Historisch sei bemerkt, daß, soviel mir bekannt, die erste bestimmte Beobachtung auf diesem Gebiete von ENGELMANN (1881) herrührt, der fand, daß gewisse Bakterien und Infusorien sich im Sauerstoff sammeln, und der diese Eigenschaft dann benützte, um festzustellen, in welchem Teile des Spektrums chlorophyllhaltige Organismen am meisten Sauerstoff ausscheiden.

Der erste, welcher diese Erscheinungen denen des Heliotropismus und Geotropismus an die Seite setzte, war PFEFFER (245, 246), der zeigte, daß die Samenfäden von Farnen und Laubmoosen sich nach Punkten hinbewegen, von welchen aus gewisse Stoffe in das Wasser, in dem sie sich befinden, diffundieren. Auf die Samenfäden der Farne wirken nach PFEFFER in dieser Weise die Apfelsäure und deren Salze, auf die Samenfäden der Laubmoose Rohrzuckerlösungen.

Die Methode PFEFFERS bestand darin, daß er eine Lösung des auf chemotropische Wirksamkeit zu untersuchenden Stoffes in eine einseitig zugeschmolzene Glaskapillare brachte und diese Kapillare dann mit ihrem offenen Ende ins Wasser tauchte, welches die betreffenden Samenfäden enthielt. „Enthält die in die Kapillare gefüllte Flüssigkeit auch nur 0,01 Proz. Apfelsäure, so bewegen sich doch sehr bald nach dem Hinzuschieben die Samenfäden nach der Mündung der Kapillare hin, von welcher aus die Säure in das Wasser diffundiert; zugleich dringen zahlreiche Samenfäden in die als Anziehungszentrum wirkende Kapillare ein, und im Laufe von 5—10 Minuten können sich in der Kapillare viele hundert Samenfäden anhäufen, wenn diese nur in genügender Zahl in dem umgebenden Wasser vorhanden sind. Die Apfelsäure wirkt als freie Säure und als Salz in der gleichen Weise, und daß sie ein spezifisches Reizmittel ist, ergibt sich daraus, daß in der gleichen Zeit vielleicht kein einziger Samenfaden in eine Kapillare dringt, in welche Wasser oder die Lösung anderer Stoffe gefüllt war."

Nach der Veröffentlichung der Arbeit von PFEFFER tauchte bei Tierphysiologen der Gedanke auf, daß auch bei Tieren die Spermatozoen auf chemotropischem Wege zu dem Ei geführt werden, und diese Meinung wird auch oft genug als bewiesene Tatsache hingestellt. Demgegenüber muß aber betont werden, daß alle in dieser Hinsicht bei tierischen Eiern angestellten Versuche bisher negativ ausgefallen sind.

MASSART und BORDET (238) benützten die Methode von PFEFFER für einen Versuch, der für die Pathologie von Bedeutung geworden ist. Es war bekannt, daß Leukocyten nach einem Entzündungsherd hin wandern, und diese Autoren suchten die Frage zu entscheiden, was diese Wanderung bestimmt. MASSART und BORDET brachten an einem Ende offene Glaskapillaren, welche mit Kulturen von Bakterien, besonders von Staphylococcus pyogenes aureus gefüllt waren, in die Bauchhöhle des Frosches. Nach 24 Stunden fanden die Autoren Leukocyten in großer Menge in der Kapillare. Wurde aber die

Kulturflüssigkeit frei von Bakterien eingeführt, so trat keine Einwanderung von Leukocyten ein. Danach gewinnt es den Anschein, als ob die Stoffwechselprodukte der Bakterien, oder Stoffe, welche in Bakterien enthalten sind, die Progressivbewegung der Bakterien zum Entzündungsherd bedingten.

Die meisten Versuche über Chemotropismus sind an einzelligen Organismen angestellt. GARREY (229) hat bei einem Organismus, *Chilomonas*, vergleichende Versuche über die Konzentration angestellt, in welcher verschiedene Stoffe auf diesen Organismus chemotropisch wirken. Es handelte sich hier in den meisten Fällen um eine negativ chemotropische Wirkung, d. h. die Organismen hatten das Bestreben, von dem Diffusionszentrum sich zu entfernen. Als Beobachtungsraum diente ein kleiner flacher Trog (Fig. 24 A) mit quadratischem Querschnitt, der die Infusorien enthielt. An einer Seite ist eine kleine Kapillare (K) angefügt, in welche die Lösung der Substanz gebracht wird, deren Wirkung geprüft wird. Am Anfang sind die Organismen gleichmäßig über den ganzen Trog verbreitet. Bringt man in die Kapillare sehr verdünnte Salzsäure, so bildet sich alsbald um die Mündung der Röhre ein heller Halbkreis, der von Organismen leer

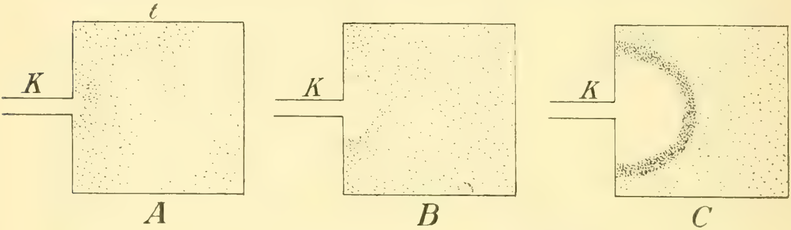


Fig. 24. Negativ chemotropische Wirkung von Säure auf *Chilomonas*. Die Säure ist im Kapillarrohr K enthalten und die Organismen sind anfangs gleichmäßig im Troge t verteilt. Die Organismen weichen konzentrisch vor der eindringenden Säure zurück, B und C. (Nach GARREY.)

ist. Die Organismen weichen vor der HCl zurück und bilden einen dichteren Ring an der Peripherie des von Organismen freien Halbkreises. Die Organismen weichen immer mehr zurück, und die von Organismen freie Fläche des Troges wird immer größer. Zuletzt aber, wenn die Säure in den ganzen Trog diffundiert ist, verteilen sich auch die Organismen wieder gleichmäßig im ganzen Trog. Die Konzentrationen, welche für diesen Effekt nötig waren, waren für HCl und HNO_3 ungefähr M/1500, für Alkalien ungefähr M/500, für Salze waren sie viel höher, für NaCl und LiCl ungefähr M/30, KCl M/50. M_gCl_2, $CaCl_2$, $SrCl_2$ und $BaCl_2$ wirkten in geringerer Konzentration, nämlich M/100 bis M/200. Die Jodide waren wirkungsvoller als die Bromide und diese wirkungsvoller als die Chloride. Die Lösung der Salze der Schwermetalle $ZnSO_4$, $ZnCl_2$, $CuSO_4$, $AgNO_3$ wirkten schon in M/1000 bis M 2000. Bei einigen organischen Säuren, z. B. Milchsäure, konnte GARREY ein etwas anderes Verhalten nachweisen, nämlich die Organismen sind positiv gegen niedrige Konzentrationen, negativ gegen hohe Konzentrationen der Säuren. Dahin gehören auch Essigsäure und Buttersäure.

Was nun den Mechanismus betrifft, durch welchen diese Organismen zum oder vom Diffusionszentrum weggeführt werden, so gibt GARREY an, daß bei der negativen Reaktion die Unterschiedsempfindlichkeit in Betracht kommt, wie wir das für das Licht bei den Planarien beschrieben haben, daß aber die positiven Ansammlungen durch orientierte Bewegung der Organismen zur Säure bestimmt sind.

JENNINGS hat viele Fälle von negativer Orientierung von Infusorien gegenüber diffundierenden Stoffen untersucht und ist dabei zu dem Schluß gekommen, daß die „avoiding reaction", von der schon früher die Rede war, dabei eine wesentliche Rolle spielt. Die Infusorien sollen, wenn sie aus einem chemischen Medium a an ein zweites b geraten, eine rasche Rückwärtsbewegung ausführen und dann die Richtung ihrer Progressivbewegung ändern; in dieser Weise wird ihre Ansammlung im Medium a bewirkt [1]).

Genauere Untersuchungen über Chemotropismus liegen für Metazoen nur beim Regenwurm und bei einer Fliege (*Drosophila*) vor. *Drosophila* entwickelt sich auf fermentierenden Früchten. BARROWS (222) untersuchte, ob die in diesen Früchten gebildeten flüchtigen Stoffe, Fettsäuren, Alkohole und Ester die Fliegen anziehen. Es stellte sich heraus, daß diese Insekten positiv chemotropisch sind gegen Aethyl und Amylalkohol, Essigsäure, Milchsäure und Aether. Eine kleine Menge eines Esters (Methylacetat oder Isobutylacetat) verstärkt die chemotropische Wirksamkeit des Alkohols. Hat der Alkohol genügend hohe Konzentration und sind die Fliegen genügend nahe, so gehen sie geradlinig zu diesen Stoffen, und zwar sind sie dabei ebenso deutlich chemotropisch zum Diffusionszentrum orientiert, wie die ausgesprochen heliotropischen Tiere gegen eine Lichtquelle orientiert sind. Das gegen diese Stoffe empfindliche Organ liegt bei *Drosophila* im dritten oder terminalen Segment der Antenne.

Die Versuche von PARKER und METCALF (244) am Regenwurm sind der Methode wegen vielleicht zu erwähnen, obgleich sie nur indirekt mit dem Gegenstand zusammenhängen. Ein vorher in Wasser gewaschener Wurm wurde an einem Faden suspendiert und mit dem vorderen Ende in die Lösung getaucht, deren Wirkung untersucht werden sollte, und die Zeit bestimmt, welche vom Augenblick des Eintauchens bis zum Zurückziehen verfloß. Wir können uns vorstellen, daß bei seitlicher Reizung ein Wegwenden des Kopfes und ein Wegkriechen von der Reizquelle erfolgt sein würde, und daß deshalb die Methode von PARKER und METCALF als ein Maß für den negativen Chemotropismus des Regenwurmes angesehen werden kann. Ein Vergleich der Wirksamkeit von einigen Chloriden ergab die folgende Reihenfolge der abnehmenden Wirksamkeit bei *Allolobophora foetida*: NaCl, NH_4Cl, LiCl, KCl. Bei einer anderen Species, die in Gartenerde lebt, *Helodrilus caliginosus*, war die Reihenfolge anders, nämlich KCl, NH_4Cl, NaCl, LiCl; in diesem Falle war also KCl, bei *Allolobophora* NaCl das wirksamste Salz.

Es muß bemerkt werden, daß von Chemotropismus in populären Schriften und in der medizinischen Literatur viel die Rede ist, daß aber gerade über diesen Tropismus wenige exakte Versuche vorliegen. Zum Teil liegt das an technischen Schwierigkeiten. Im Lichtfelde,

1) Was JENNINGS als „avoiding reaction" beschreibt ist eben nur die früher von LOEB als Ausdruck der Unterschiedsempfindlichkeit beschriebene Reaktion.

galvanischen Felde und im Gravitationsfelde existieren bestimmte Kraftlinien. Im Diffusionsfelde chemischer Substanzen ist wegen der Molekularbewegung der Teilchen und infolge der Konvektionsströme von strikten Diffusionslinien meist nicht die Rede, und man kann nur bei sehr empfindlichen Organismen schlagende Resultate erwarten.

Jennings leugnet die Existenz von Chemotropismus und führt alle Reaktionen dieser Art auf die „avoiding reaction" zurück. Es ist aber offenbar, daß, wie schon gesagt, diese Ansicht unerklärt läßt, wie gewisse Tiere geradlinig zu oder von einem Diffusionszentrum getrieben werden. Garrey behauptet, bei *Chilomonas* positiv chemotropische geradlinige Bewegung zu schwacher Milchsäure beobachtet zu haben, und Barrows behauptet dasselbe für *Drosophila*, wenn nur die Riechstoffe genügend konzentriert sind.

VII. Stereotropismus.

Unter Stereotropismus versteht man die Tatsache, daß viele Tiere gezwungen sind, ihren Körper möglichst enge mit festen Körpern in Berührung zu bringen, oder umgekehrt. Als bestes Beispiel kann ein Hydroidpolyp, *Tubularia*, dienen. Wenn der Polyp mit der festen Wand eines Aquariums in Berührung kommt, so wächst er fast rechtwinklig von der Wand fort (Fig. 25), der Polyp ist negativ stereotropisch. Umgekehrt ist die Wurzel positiv stereotropisch, sie heftet sich an feste Körper fest. Die erste Entdeckung auf diesem Gebiete wurde von Dewitz (223, 224) gemacht, welcher fand, daß die Spermatozoen von Küchenschaben (*Periplaneta orientalis*) „von Flächen angezogen werden". „Legt man zwischen Deckglas und Objektträger Glasstückchen oder dergleichen, so daß sich beide in einem gewissen Abstand voneinander befinden, und füllt man den Zwischenraum mit Kochsalzlösung, welche Spermatozoen enthält, so sammeln sich diese nur oben, da, wo die Flüssigkeit das Deckglas, und unten, wo die Flüssigkeit den Objektträger berührt. In den übrigen Flüssigkeitsschichten zwischen Objektträger und Deckglas befinden sich keine Spermatozoen . . . . Wenn man ferner eine kleine Glaskugel in mit Spermatozoen versehene Flüssigkeit legt oder die Kugel mit Spermatozoen anfüllt, so verlassen dieselben in keinem Falle die Fläche (Außen- oder Innenfläche) der Kugel, obwohl sie in voller Bewegung sind."



Fig. 25. Negativer Stereotropismus der Polypen von *Tubularia*. Die Stämme werden in einem Aquarium in den Sand gesteckt, so daß sie die Wand des Aquariums fast berühren. Die Polypen wachsen alsdann fast rechtwinklig gegen das Zentrum des Aquariums.

Dewitz erkannte die Bedeutung dieser Entdeckung für die

Lösung der Frage, wie das Spermatozoon in die Mikropyle des Eies gelangt. Das Ei der Küchenschabe ist relativ groß, und das Spermatozoon kann nur durch die enge Mikropyle in dieselbe eindringen. DEWITZ zeigte nun, daß ein Spermatozoon, das auf diese Oberfläche des Eies gerät, dieselbe wegen seines Stereotropismus nicht mehr verlassen kann, sondern gezwungen ist, sich auf dem Ei im Kreise zu bewegen, bis ein Zufall es in die Mikropyle führt. Wenn das Ei gelegt wird, passiert es den Ausführungsgang der Samentasche, in der das Weibchen den bei der Begattung erhaltenen Samen trägt, und wird mit Samen befeuchtet. Diese Samenfäden kreisen auf dem Ei, bis einer derselben in die Mikropyle gelangt.

Ganz besondere Bedeutung für die Lebensführung vieler Tiere gewinnt der Stereotropismus dadurch, daß diese Form der Reizbarkeit die Tiere zwingt, sich in Ritzen zu verkriechen. Man schrieb das früher der „Lichtscheu“ zu, bis LOEB 1888 darauf hinwies, daß es der bei diesen Tieren bestehende Zwang ist, ihren Körper möglichst allseitig mit festen Körpern in Berührung zu bringen. Die folgenden Beispiele können als Illustration hierfür dienen.

„*Amphipyra* ist ein positiv heliotropischer Schmetterling, der aber trotz seines positiven Heliotropismus die Eigentümlichkeit zeigt, sich in Ritzen zu verkriechen, wenn ihm dazu Gelegenheit gegeben ist. Hält man solche Tiere in einem Kasten, in dem eine auf Füßchen ruhende Glasplatte so hoch über dem Boden liegt, daß der Schmetterling gerade zwischen Glasplatte und Boden kriechen kann, so findet man nach einiger Zeit alle Amphipyrae zwischen Glasplatte und Boden eingezwängt. Das geschieht auch, wenn die Glasplatte dem vollen Sonnenlicht ausgesetzt ist.“ (LOEB, 75.)

Dieselbe Reaktion findet man bei den weiblichen Ameisen, wo sie von der größten biologischen Bedeutung ist. Wenn man geschlechtsreife weibliche Ameisen zur Zeit des Hochzeitsfluges in Kästen hält, in denen man gefaltetes Papier oder Tuchläppchen hat, so findet man nach einiger Zeit alle diese Tiere in den Falten. Dies geschieht auch, wenn der Kasten völlig im Dunkeln sich befindet. Die Reaktion führt die Weibchen dazu, nach dem Hochzeitsflug sich in eine Spalte zu verkriechen, um dort ein neues Nest zu gründen (75). — Auch bei Würmern findet sich diese Form der Reizbarkeit. Hat man beispielsweise Regenwürmer in einer Schale, deren Boden horizontal, deren Wände vertikal sind, so kriechen die Würmer in der Kante zwischen beiden Wänden, wo ihr Körper so viel wie möglich im Kontakt mit festen Körpern ist. Diese Form der Reizbarkeit zwingt die Würmer, sich in die Gartenerde einzubohren.

Wie groß der stereotropische Zwang bei manchen Würmern ist, läßt sich aus Versuchen ersehen, welche S. S. MAXWELL (239) bei *Nereis* angestellt hat. Diese Würmer bohren sich in den Sand ein. Hält man sie in einer Porzellanschale, in die man eine Reihe von Glasröhren legt, deren Lumen dem Durchmesser des Wurmes gleich ist, so findet man in etwa 24 Stunden, daß jeder Wurm in eine der Röhren gekrochen ist und in derselben bleibt. Sie bleiben auch dann in der Röhre, wenn man sie dem vollen Sonnenlicht aussetzt, in dem sie relativ rasch sterben“.

Negativen Stereotropismus findet man bei vielen pelagischen Formen, z. B. Krebslarven, Copepoden, die den Kontakt mit festen Körpern vermeiden. Ueber den Mechanismus der stereotropischen

Reaktionen bei Infusorien haben JENNINGS (231—233) und PÜTTER (247) eingehende Beobachtungen angestellt.

VIII. Thermotropismus.

Ueber diesen Gegenstand hat M. MENDELSSOHN (240—243) bei *Paramaecium* sehr eingehende Versuche angestellt. Unter einer flachen Ebonitwanne wurden an beiden Enden Röhren angebracht, durch welche Wasser von einer bestimmten Temperatur geleitet wurde. War die Temperatur an einem Ende der Wanne, in der die Tiere sich befanden, 38° C, am anderen 26°, so sammelten sich alle am letzteren Ende (Fig. 26). Wurde dann die Temperatur an diesem Ende auf 36—38° erhoben, während sie am anderen Ende auf 27—25° sank, so gingen

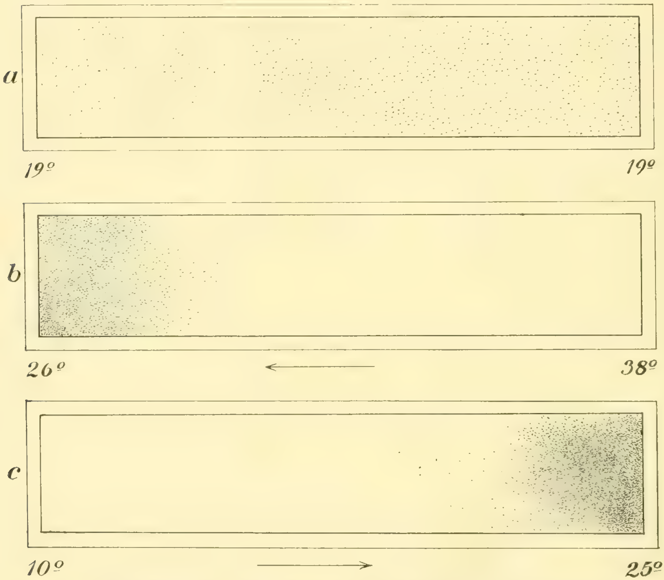


Fig. 26. Thermotropische Ansammlung von Paramäcien. (Nach MENDELSSOHN.)

sie wieder an das letztere Ende. Hatte ein Ende eine Temperatur von 10°, das andere Ende eine solche von 25°, so gingen alle zu dem letzteren Ende. Im allgemeinen fand MENDELSSOHN, daß sich die Infusorien mit Vorliebe an Stellen des Troges sammeln, die die Temperatur von 24—28° besitzen.

MENDELSSOHN stellt sich vor, daß die Temperaturdifferenzen, denen die verschiedenen Stellen des Organismus bei seiner Versuchsanordnung unterworfen sind, richtend auf dieselben wirken. Solche Wirkungen des Gefälles sind nacheinander für die verschiedensten Tropismen behauptet worden, während eine genauere Analyse stets

eine andere Erklärung lieferte. Es ist möglich, daß es sich hier um eine Wirkung der Unterschiedsempfindlichkeit handelt, wie wir es für das Licht bei Planarien gezeigt haben.

IX. Cytotropismus.

Unter diesem Namen hat ROUX (248) Erscheinungen beschrieben, die er an isolierten Furchungszellen von Froscheiern beobachtet hat und die wir am besten mit seinen eigenen Worten wiedergeben. „Viele isolierte Furchungszellen der Morula oder Blastula des braunen Frosches, welche in filtriertem Hühnereiweiß oder in $^1/_2$-proz. wässeriger Kochsalzlösung oder in einer Mischung beider liegen, eine Größe von 20—60—100 μ haben und in einem Abstande vom halben bis höchstens ganzen Zelldurchmesser voneinander sich befinden, nähern sich gegenseitig einander in Richtung ihrer mittleren Verbindungslinie bis zur Berührung. Diese Näherung erfolgt meist schrittweise, unterbrochen durch mehr oder weniger erhebliches Zurückrücken, und zwar unter Entgegenstreckung mit oder ohne Zuspitzung gegeneinander oder unter vollkommener Entgegenwanderung der Zellen, oder unter Kombination beider Näherungsarten. Es kommt auch vor, daß bloß eine von beiden Zellen der untätigen anderen sich nähert . . . . Der Cytotropismus kann vorläufig als chemotaktisch vermittelt gedacht werden; doch ist eben bei dem Cytotropismus der Zellen des Organismus wohl eine etwas andere Wirkungsweise beteiligt als bei der Chemotaxis ENGELMANNS und PFEFFERS, insofern die Zellen statt nach der Richtung stärkster Zunahme der Konzentration des Chemotaktikums sich nach der Richtung geringster Abnahme der Konzentration sich bewegen.

Es sprechen mannigfache Gründe und direkte Beobachtungen dafür, daß dem Cytotropismus ein typisch gestaltender Anteil an der Entwicklung zukommt.

Als Ausdruck ‚cytotropischer‘ Wirkungen kann auch die Kopulation der Samen- und Eizellen sowie die Kopulation und Konjugation der Infusorien betrachtet werden.“

Literatur.

I. Allgemeines zur Theorie der Tropismen.

1. ***Bohn,*** *La naissance de l'intelligence, Paris 1909.*
2. ***Davenport, C. B.,*** *Experimental Morphology. Part first: Effects of chemical and physical agents upon protoplasm, New York 1897.*
3. ***Jennings, H. S.,*** *Contributions to the study of the behaviour of lower organisms, Carnegie Institution of Washington, Pub., No. 16 (1904), 256 pp., 81 figs.*
4. *— Behavior of the lower organisms, New York 1906.*
5. ***Loeb, J.,*** *Der Heliotropismus der Tiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen, Würzburg 1890, 118 pp.*
6. *— Comparative physiology of the brain and comparative psychology. New York, G. P. Putnam's Sons, 1900.*
7. *— Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906.*
8. *— Die Bedeutung der Tropismen für die Psychologie, Leipzig 1909.*
9. ***Massart, J.,*** *Versuch einer Einteilung der nichtnervösen Reflexe. Biol. Ctbl., Bd. 22 (1902).*
10. ***Pfeffer, W.,*** *Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1904.*
11. ***Rothert, W.,*** *Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. Flora, Bd. 88 (1901), p. 371—421.*
12. ***Torrey, Harry Beal,*** *The method of trial and the tropism hypothesis. Science. (N. S.) Vol. 26 (1907), p. 313—323.*

13. **Verworn, M.**, *Psycho-physiologische Protistenstudien. Experimentelle Untersuchungen, Jena 1889, 219 pp.*
14. — *Allgemeine Physiologie, Jena 1895, 584 pp.*

II. Heliotropismus.

15. **Adams, G. P.**, *On the negative and positive phototropism of the earthworm Allolobophora foetida (Sav.) as determined by light of different intensities. Amer. Journ. Physiol., Vol. 9 (1903), No. 1, p. 26—34.*
16. **Bauer, V.**, *Die reflektorische Regulierung von Schwimmbewegungen bei den Mysiden. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 8 (1908), p. 343.*
17. — *Ueber sukzessiven Helligkeitskontrast bei Fischen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 23 (1909), p. 593.*
18. — *Ueber das Farbenunterscheidungsvermögen der Fische. Pflügers Arch., Bd. 133 (1910), p. 7.*
19. **Bert, P.**, *Sur la question de savoir si tous les animaux voient les mêmes rayons lumineux que nous. Arch. de Physiol, 1869.*
20. **Birge, E. A.**, *The vertical distribution of the limnetic Crustacea of Lake Mendota. Biol. Ctbl., Bd. 17 (1897), No. 10, p. 371—374.*
21. **Blaauw, H. A.**, *Die Perzeption des Lichtes. Recueil des Travaux botaniques Néerlandais. Vol. 5 (1909), p. 209.*
22. **Bohn, Georges**, *Du changement de signe du phototropisme en tant que manifestation de la sensibilité différentielle. Compt. rend. de la Soc. de Biol., T. 63 (1907), p. 756.*
23. — *Les convoluta et la théorie des causes actuelles. Bull. du Muséum de Paris, 1903, p. 352—364.*
24. — *Le rythme des marées chez les Diatomées littorales. Compt. rend. de la Soc. de Biol., T. 62 (1907), p. 121 (en coll. avec P. Fauvel).*
25. — *Les rythmes vitaux chez les Actinies. Compt. rend. de l'Association française pour l'Avancement des Sc. (sous presse), 1908.*
26. — *Les essais et les erreurs chez les Étoiles de mer et les Ophiures. Bull. de l'Inst. Général Psychol., T. 8 (1907), p. 21—102.*
27. — *Attractions et oscillations des animaux sous l'influence de la lumière. Mém. de l'Inst. Général Psychol., T. 1 (1905), p. 1—111.*
28. — *Sur le parallélisme entre le phototropisme et la parthénogenèse artificielle. Compt. rend. de l'Acad. des Sc. de Paris, T. 141 (1905), p. 1260.*
29. — *Impulsions motrices d'origine oculaire chez les Crustacés. Bull. de l'Inst. Général Psychol., T. 5 (1905), p. 412—454.*
30. — *Quelques observations sur les Chenilles des dunes. Bull. de l'Inst. Général Psychol. (sous presse), 1908.*
31. — *Observations biologiques sur le Branchellion de la Torpille. Bull. d'Arcachon, T. 10 (1907), p. 283—296.*
32. **Carpenter, F. W.**, *The reactions of the Pomace Fly (Drosophila ampelophila Loew) to light, heat, and mechanical stimulation. Amer. Nat., Vol. 39 (1905), No. 459, p. 157—171.*
33. **Cohn, F.**, *Ueber die Gesetze der Bewegung mikroskopischer Tiere und Pflanzen unter Einfluß des Lichtes. Jahr.-ber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur, Bd. 42 (1864).*
34. **Cole, Leon J.**, *An experimental study of the image forming powers of various types of eyes. Proc. Amer. Acad. Arts and Sc., Vol. 42 (1906), No. 16.*
35. — *The influence of direction vs. intensity of light in determining the phototropic responses of organisms. Science, (N. S.) Vol. 26 (1907), p. 784.*
36. **Congdon, E. D.**, *Recent studies upon the locomotor responses of animals to white light. Journ. comp. Neurol. Psychol., Vol. 18 (1908), No. 3, p. 309—328.*
37. **Davenport, C. B.**, and **Cannon, W. B.**, *On the determination of the direction and rate of movement of organisms by light. Journ. of Physiol., Vol. 21 (1897), No. 1, p. 22—32.*
38. — and **Lewis, F. T.**, *Phototaxis of Daphnia. Science, (N. S.) Vol. 9 (1899).*
39. **Driesch, H.**, *Heliotropismus bei Hydroidpolypen. Zool. Jahrb., Syst. Abt., Bd. 5.*
40. **Dubois, R.**, *Sur le mécanisme des fonctions photodermatique et photogénique chez le siphon du Pholas dactylus. Compt. rend., T. 109 (1889).*
41. — *Sur la perception des radiations lumineuses par la peau, chez les Protées aveugles des grottes de la Carniole. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 110 (1890), p. 358—361.*
42. **Engelmann, T. W.**, *Ueber Reizung kontraktilen Protoplasmas durch plötzliche Beleuchtung. Arch. f. ges. Physiol., Bd. 19 (1879), p. 1—7.*

43. **Engelmann, T. W.**, *Ueber Licht- und Farbenperzeption niederster Organismen. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 29 (1882), p. 387—400.*
44. — *Bacterium photometricum, ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Licht- und Farbensinnes. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 30 (1882), p. 95—124.*
45. — *Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Licht. Bot. Ztg. Bd. 46 (1888), p. 661—669, 677—689, 693—701, 709—720.*
46. **Esterly, C. O.**, *The reactions of Cyclops to light and gravity. Amer. Journ. Physiol., Vol. 18 (1907), No. 1, p. 47—57.*
47. **Ewald, Wolfgang F.**, *Ueber Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen. Biol. Ctbl., Bd. 30 (1910), p. 1, 69, 379, 385.*
48. **Frandsen, P.**, *Studies on the reaction of Limax maximus to directive stimuli. Proc. Amer. Acad. Arts and Sc., Vol. 37 (1901), p. 185—227.*
49. **Fröschel**, *Sitz.-ber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 117 (1908).*
50. **Graber, V.**, *Fundamentalversuche über die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit augenloser und geblendeter Tiere. Sitz.-ber. d. Wien. Akad., Bd. 87 (1883).*
51. — *Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Tiere, Leipzig 1884, VII + 322 pp.*
52. — *Ueber die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit einiger Meertiere. Sitz.-ber. d. Wien. Akad, Bd. 91 (1885).*
53. **Groom, Theo. T.**, *und* **Loeb, J.**, *Der Heliotropismus der Nauplien von Balanus perforatus und die periodischen Tiefenwanderungen pelagischer Tiere. Biol. Ctbl., Bd. 10 (1890), p. 160.*
54. **Hadley, Philip P.**, *Observations on some influences of light upon the larval and early adolescent stages of the American Lobster. Preliminary Report. 36th Annual Rept. Commissioner Inland Fisheries, Rhode Island, 1906, p. 237—257.*
55. **Harper, E. H.**, *Reactions to light and mechanical stimuli in the earthworm, Perichaeta bermudensis (Beddard). Biol. Bull., Vol. 10 (1905), p. 17—34.*
56. **Harrington, N. R.**, *and* **Leaming, E.**, *The reaction of Amoeba to light of different colors. Amer. Journ. Physiol., Vol. 3 (1900), p. 9—16.*
57. **Hausmann, Walther**, *Die photodynamische Wirkung des Chlorophylls und ihre Beziehung zur photosynthetischen Assimilation der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 46 (1909), Heft 4, p. 599—623.*
58. **Hess, C.**, *Untersuchungen über den Lichtsinn bei Fischen. Arch. f. Augenheilkunde, Bd. 64 (1909), p. 1—38.*
59. — *Untersuchungen über den Lichtsinn bei wirbellosen Tieren. Ebenda, p. 39—61.*
60. — *Ueber den angeblichen Nachweis von Farbensinn bei Fischen. Pflügers Arch., Bd. 134 (1910), p. 1.*
61. — *Neue Untersuchungen über den Lichtsinn bei wirbellosen Tieren. Ebenda, Bd. 136 (1910), p. 282.*
61a. — *Ueber Fluoreszenz an den Augen von Insekten und Krebsen. Ebenda, Bd. 137 (1911), p. 339.*
62. **Hesse, R.**, *Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. I. Die Organe der Lichtempfindung bei den Lubriciden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 61 (1896), p. 393—419.*
63. — *Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der trikladen Turbellarien. Ebenda, Bd. 62 (1897), p. 527—582.*
64. — *Die Lichtempfindung des Amphioxus. Anat. Anz., Bd. 14 (1898).*
65. — *Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. IV. Die Sehorgane des Amphioxus. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 63 (1898), Heft 3, p. 456—464, Taf. 24.*
66. **Holmes, S. J.**, *Phototaxis in the Amphipoda. Amer. Journ. Physiol., Vol. 5 (1901), No. 4, p. 211—234.*
67. — *Phototaxis in Volvox. Biol. Bull., Vol. 4 (1903), p. 319—326.*
68. — *The selection of random movements as a factor in phototaxis. Journ. comp. Neurol. and Psychol., Vol. 15 (1905), No. 2, p. 98—112.*
69. — *The reactions of Ranatra to light. Ebenda, No. 4, p. 305—349.*
70. — *Observations of the young of Ranatra quadridenta. Biol. Bull., Vol. 12 (1907), p. 158—164.*
71. **Holt, E. B.**, *and* **Lee, F. S.**, *The theory of phototactic response. Amer. Journ. Physiol., Vol. 4 (1901), p. 460—481.*
72. **Juday, C.**, *The diurnal movement of plancton Crustacea. Trans. Wisconsin Acad. Sc., Arts and Letters, Vol. 14 (1904), p. 534—568.*
72a. **Kellogg, V.**, *Science, 1904.*

73. **Krause, W.**, *Die Lichtempfindung des Amphioxus. Anat. Anz., Bd. 14 (1898), No. 17/18, p. 470—471.*
74. **Loeb, Jacques**, *Die Orientierung der Tiere gegen das Licht (tierischer Heliotropismus). Sitz.-ber. d. Würzb. Physiol.-med. Ges., 1888.*
75. — *Der Heliotropismus der Tiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen, Würzburg 1889, 8°, 118 pp.*
76. — *Weitere Untersuchungen über den Heliotropismus der Tiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. (Heliotropische Krümmungen bei Tieren.) Pflügers Arch., Bd. 47 (1890), p. 391.*
77. — *Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere, I und II, Würzburg 1891 u. 1892.*
78. — *Ueber die künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Tiere in negativ heliotropische und umgekehrt. Pflügers Arch., Bd. 53 (1893), p. 87.*
79. — *On the influence of light on the periodic depth migrations of pelagic animals. Report of the U. S. Fish Comm., 1894.*
80. — *Zur Theorie der physiologischen Licht- und Schwerkraftwirkungen. Pflügers Arch., Bd. 66 (1897), p. 439.*
81. — *The control of heliotropic reactions in fresh-water Crustaceans by chemicals, especially* CO_2. *Univ. of California Publ., Physiol., Vol. 2 (1904), No. 1, p. 1—3.*
82. — *Ueber die Erregung von positivem Heliotropismus durch Säure, insbesondere Kohlensäure, und von negativem Heliotropismus durch ultraviolette Strahlen. Arch. f. ges. Physiol., Bd. 115 (1906), p. 564—581.*
83. — *Concerning the theory of tropisms. Journ. exper. Zool., Vol. 4 (1907), p. 151—156.*
84. — *Chemische Konstitution und physiologische Wirksamkeit von Alkoholen und Säuren. Biochem. Ztschr., Bd. 23 (1909), p. 93.*
85. — *and* **Maxwell, S. S.**, *Further proof of the identity of heliotropism in animals and plants. Univ. of California Publ., Physiol., Vol. 3 (1910), p. 195.*
85a. — *Ueber den Einfluß des Lichtes auf die Organbildung bei Tieren. Pflügers Arch., Bd. 63 (1896), p. 273.*
86. **Lubbock, J.**, *Ameisen, Bienen und Wespen. Internat. wiss. Biblioth., 1883.*
87. — *On the sense, instincts and intelligence of animals. Internat. scient. Series, London 1899.*
87a. **Luther**, *Die Aufgaben der Photochemie, Leipzig 1905.*
88. **Lyon, E. P.**, *Note on the heliotropism of Palaemonetes larvae. Biol. Bull., Vol. 12 (1906), p. 23.*
89. **Mast, S. O.**, *Light reactions in lower organisms. I. Stentor coeruleus, Journ. exper. Zool., Vol. 3 (1906), p. 354—394.*
90. — *Light reactions etc. II. Volvox globator. Journ. comp. Neurol. Psychol., Vol. 17 (1907), p. 99—180.*
91. **Mitsukuri, K.**, *Negative phototaxis and other properties of Littorina as factors in determining its habitat. Annotationes Zoologicae Japonenses, Vol. 4 (1901), Part 1, p. 1—19.*
92. **Nagel, W. A.**, *Beobachtungen über den Lichtsinn augenloser Muscheln. Biol. Ctbl., Bd. 14 (1894), No. 11, p. 385—390.*
93. — *Ein Beitrag zur Kenntnis des Lichtsinnes augenloser Tiere. Ebenda, No. 21, p. 810—813.*
93a. — *Phototaxis, Photokinesis und Unterschiedsempfindlichkeit. Bot. Ztg., 1901.*
94. — *Der Lichtsinn augenloser Tiere, Jena 1896, 8°, 120 pp.*
94a. **Neuberg, C.**, *Chemische Umwandlungen durch Strahlenarten. Biochem. Ztschr., Bd. 13 (1908), p. 305; Bd. 17 (1909), p. 270.*
95. **Notthaft, J.**, *Ueber die Gesichtswahrnehmungen vermittelst des Facettenauges. Abhandl. Senckenbg. Ges., Bd. 12 (1880).*
96. **Nuel, J. P.**, *La vision. Bibliothéque internationale de Psychologie expérimentale normale et pathologique, Paris 1904, 376 pp.*
97. **Oltmanns, F.**, *Ueber die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. Flora, Bd. 75 (1892), p. 183—266.*
98. **Ostwald, W.**, *Ueber eine neue theoretische Betrachtungsweise in der Planktologie, insbesondere über die Bedeutung des Begriffs der „inneren Reibung des Wassers“ für dieselbe. Forsch.-ber. biol. Stat. Plön, 1903, Teil 10, p. 1—49.*
99. — *Zur Theorie der Richtungsbewegungen schwimmender niederer Organismen. Pflügers Arch., Bd. 95 (1903), p. 23; Bd. 111 (1906), p. 452; Bd. 117 (1907), p. 384.*
99a. — *Ueber die Lichtempfindlichkeit tierischer Oxydasen und über die Beziehungen dieser Eigenschaft zu den Erscheinungen des tierischen Phototropismus. Biol. Ztschr., Bd. 10 (1907), p. 130.*

100. **Parker, G. H.**, *Photomechanical changes in the retinal pigment cells of Palaemonetes, and their relation to the central nervous system. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 30 (1897), No. 6, p. 275—299, 1 pl.*
101. **Parker, G. H.**, *The photomechanical changes in the retinal pigment of Gammarus. Ebenda, Vol. 35 (1899), No. 6, p. 141—148, 1 pl.*
102. — *and* **Burnett, F. L.**, *The reactions of Planarians, with and without eyes, to light. Amer. Journ. Physiol., Vol. 4 (1900), No. 8, p. 373—385.*
103. — *and* **Arkin, L.**, *The directive influence of light on the earthworm Allolobophora foetida (Sav.). Ebenda, Vol. 5 (1901), p. 151—157.*
104. — *The reactions of Copepods to various stimuli, and the bearing of this on daily depth migrations. Bull. U. S. Fish Comm., Vol. 21, for 1901 (1902), p. 103—123.*
105. — *The skin and the eyes as receptive organs in the reactions of frogs to light. Amer. Journ. Physiol., Vol. 10 (1903), No. 1, p. 28—36.*
106. — *The phototropism of the Mourning-cloak Butterfly, Vanessa antiopa Linn. Mark Anniversary Volume, 1903, p. 453—469, pl. 33.*
107. — *The stimulation of the integumentary nerves of fishes by light. Amer. Journ. Physiol., Vol. 14 (1905), p. 413—420.*
108. — *The reactions of Amphioxus to light. Proc. Soc. exper. Biol. and Med. New York, Vol. 3 (1906), p. 61—62.*
109. — *The sensory reactions of Amphioxus. Proc. Amer. Acad. Arts and Sc., Vol. 43 (1908), No. 16, p. 415—455.*
110. **Payne, Fernando**, *Reactions of the blind fish ambylopsis to light. Biol. Bull., Vol. 13 (1907), p. 317.*
111. **Pearl, R.**, *and* **Cole, L.**, *The effect of very intense light on organisms. Third Rep. of Mich. Ac. of Sc., 1901.*
112. — *The momements and reactions of fresh-water Planarians. A study in animal behavior. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 46 (1903), p. 509—714.*
113. **Pearse, A. S.**, *The reactions of Amphibians to light. Proc. Amer. Acad. of Arts and Sc., Vol. 45 (1910), No. 6, p. 161—208.*
114. **Rádl, E.**, *Ueber den Phototropismus einiger Arthropoden. Biol. Ctbl., Bd. 21 (1901), No. 3, p. 75—86.*
115. — *Untersuchungen über die Lichtreaktion der Arthropoden. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 87 (1901).*
116. — *Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere, Leipzig 1903, VII+188 pp.*
117. — *Ueber die Anziehung des Organismus durch das Licht. Flora, Bd. 93 (1904), p. 167.*
118. — *Einige Bemerkungen und Beobachtungen über den Phototropismus der Tiere. Biol. Ctbl., Vol. 26 (1906), p. 677—690.*
119. **Schoenichen, Walter**, *Die Empfindlichkeit der Nachtschmetterlinge gegen Lichtstrahlen. Prometheus, Vol. 16 (1904), p. 29—30.*
120. **Schouteden, H.**, *Le phototropisme de Daphnia magna Straus (Crust.). Ann. Soc. Ent. Belgique, T. 46 (1902), p. 352—362.*
121. **Smith, Amelia C.**, *The influence of temperature, odors, light, and contact on the movements of the earthworm. Amer. Journ. Physiol., Vol. 6 (1902), p. 459—486.*
122. **Smith, G.**, *The effect of pigment migration on the phototropism of Gammarus annulatus S. I. Smith, Amer. Journ. Physiol., Vol. 13 (1905), p. 205—216.*
123. **Strasburger, E.**, *Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., (N. F.) Bd. 12 (1878), p. 551—625. Also separate, 75 pp., Jena.*
123a. **v. Tappeiner, H.**, *Die photodynamische Erscheinung. Ergeb. d. Physiol., Bd. 8 (1909), p. 698.*
124. **Torelle, E.**, *The response of the frog to light. Amer. Journ. Physiol., Vol. 9 (1903), No. 6, p. 466—488.*
125. **Towle, E. W.**, *A study in the heliotropism of Cypridopsis. Amer. Journ. Physiol., Vol. 3 (1900), No. 8, p. 345—365.*
126. **Trembley, A.**, *Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce à bras en forme de cornes, Paris 1744.*
127. **v. Uexküll, J.**, *Vergleichend-sinnesphysiologische Untersuchungen. II. Der Schatten als Reiz für Centrostephanus longispinus. Ztschr. f. Biol., Bd. 34 (1897), p. 319—339.*
128. — *Die Wirkung von Licht und Schatten auf die Seeigel. Ebenda, Bd. 40 (1900), p. 447—476.*
129. **Walter, Herbert Eugene**, *The reactions of Planarians to light. Journ. exper. Zool., Vol. 5 (1907), Nos. 1, 2.*
130. **Willem, V.**, *Sur les perceptions dermatoptiques. Bull. Sc. France et Belgique, T. 23 (1891), p. 329—346.*

131. **Wilson, E. B.**, *The heliotropism of Hydra. Amer. Nat., Vol. 25 (1891), No. 293, p. 413—433.*
132. **Yerkes, R. M.**, *Reaction of Entomostraca to stimulation by light. Amer. Journ. Physiol., Vol. 3 (1899), No. 4, p. 157—182.*
133. **Yerkes, R. M.**, *Reactions of Entomostraca to stimulation by light. II. Reactions of Daphnia and Cypris. Ebenda, Vol. 4 (1900), No. 8, p. 405—422.*
134. — *A study of the reactions and the reaction time of the Medusa Gonionemus Murbachii to photic stimuli. Ebenda, Vol. 9 (1903), p. 278—307.*
135. — *Reactions of Daphnia pulex to light and heat. Mark Anniversary Volume, 1903, p. 361—377.*
136. **Yung, E.**, *La fonction dermatoptique chez le ver de terre (Lumbricus agricola). Compt. rend. des Travaux de la Soc. Helvétique des Sciences naturelles, Bâle, 1892, p. 127—128.*

III. Galvanotropismus.

137. **Bancroft, F. W.**, *Note on the galvanotropic reaction of the Medusa Polyorchis penicillata. Journ. exper. Zool., Vol. 1 (1904), p. 289.*
138. — *Ueber die Gültigkeit des Pflügerschen Gesetzes für die galvanotropischen Reaktionen von Paramaecium. Pflügers Arch., Bd. 107 (1905), p. 535.*
139. — *The control of galvanotropism in Paramaecium by chemical substances. Univ. of Cal. Public., Vol. 3 (1906), p. 21.*
140. — *On the influence of the relative concentration of calcium ions on the reversal of the polar effects of the galvanic current in Paramaecium. Journ. of Physiol., Vol. 34 (1906), p. 444.*
141. — *The mechanism of galvanotropic orientation in Volvox. Journ. of exper. Zool., Vol. 4 (1907), p. 157.*
142. **Birukoff, B.**, *Untersuchungen über Galvanotaxis. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 77 (1899) p. 555—585.*
143. — *Zur Theorie der Galvanotaxis. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1904, p. 271 296.*
144. — *Zur Theorie der Galvanotaxis. Pflügers Arch., Bd. 111 (1906), p. 95.*
145. **Blasius, E.,** *und* **Schweizer, F.**, *Elektrotropismus und verwandte Erscheinungen. Pflügers Arch., Bd. 53 (1893), p. 493.*
146. **Ewald, J. R.**, *Ueber die Wirkung des galvanischen Stromes bei der Längsdurchströmung ganzer Wirbeltiere. Pflügers Arch., Bd. 55, p. 606; Bd. 56, p. 354.*
147. **Carlgren, O.**, *Ueber die Einwirkung des konstanten galvanischen Stromes auf niedere Organismen. Arch. f. Anat. und Physiol., Physiol. Abt., 1899, p. 49—76,*
148. — *Der Galvanotropismus und die innere Kataphorese. Ztschr. f. allg. Physiol.. Bd. 5 (1905), p. 123—130.*
149. **Coehn, A.**, *und* **Barratt, W.**, *Ueber Galvanotaxis vom Standpunkte der physikalischen Chemie. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 5 (1905), p. 1—9.*
150. **Dale, H. H.**, *Galvanotaxis and chemotaxis of ciliate infusoria. Part I. Journ. of Physiol., Vol. 26 (1901), p. 291—361.*
151. **Hermann, L.**, *Einwirkung galvanischer Ströme auf Organismen. Pflügers Arch., Bd. 37 (1885), p. 457.*
152. — *Weitere Untersuchungen über das Verhalten der Froschlarven im galvanischen Strome. Ebenda, Bd. 39 (1886), p. 414.*
153. — *und* **Matthias**, *Der Galvanotropismus der Larven von Rana temporaria und der Fische. Ebenda, Bd. 57 (1894), p. 391.*
154. **Kühne**, *Untersuchungen über das Protoplasma, 1864, p. 59.*
155. **Lasareff, P.**, *Ionentheorie der Nerven- und Muskelreizung. Pflügers Arch., Bd. 135 (1910), p. 196.*
156. **Loeb, Jacques**, *und* **Maxwell, S. S.**, *Zur Theorie des Galvanotropismus. Pflügers Arch., Bd. 63 (1896), p. 121.*
157. — *und* **Garrey, W. E.**, *Zur Theorie des Galvanotropismus. II. Versuche an Wirbeltieren. Ebenda, Bd. 65 (1896), p. 41.*
158. — *Ueber die polare Erregung der Hautdrüsen von Amblystoma durch den konstanten Strom. Ebenda, Bd. 65 (1896), p. 308.*
159. — *und* **Budgett, Sidney P.**, *Zur Theorie des Galvanotropismus. IV. Mitteilung. Ebenda, Bd. 65 (1897), p. 518.*
160. — *Ueber die Ursache der elektrotonischen Erregbarkeitsänderung im Nerven. Ebenda, Bd. 116 (1907), p. 193.*
161. **Ludloff**, *Untersuchungen über den Galvanotropismus. Pflügers Arch., Bd. 59 (1895).*
161a. **Miller, F. R.**, *Galvanotropism in the Crayfish. Journ. of Physiol., Vol. 35 (1907).*

162. **Müller-Hettlingen**, *Ueber galvanische Erscheinungen an keimenden Samen. Pflügers Arch. f. Physiol., Bd. 31 (1883), p. 193.*

163. **Nagel, W. A.**, *Beobachtungen über polare galvanische Reizung bei Wassertieren. Pflügers Arch., Bd. 51 (1891); Bd. 53 (1893); Bd. 55 (1894); Bd. 59 (1895).*

164. **Pearl, R.**, *Studies on electrotaxis. I. On the reactions of certain infusoria to the electric current. Amer. Journ. Physiol., Vol. 4 (1900), p. 96—123.*

165. — *Studies on the effects of electricity on organisms. II. The reactions of Hydra to the constant current. Ebenda, Vol. 5 (1901), p. 301—320.*

166. **Roux, W.**, *Ueber die „morphologische Polarisation" von Eiern und Embryonen durch den elektrischen Strom. Sitz.-ber. d. K. Akad. d. Wiss. z. Wien, Math. u. naturwiss. Kl., Bd. 101 (1901), p. 27—228. (Rouxsche Gesammelte Abhandl., Bd. 2, p. 540—765.)*

167. **Statkewitsch, P.**, *Ueber die Wirkung der Induktionsschläge auf einige Ciliata. Le Physiologiste Russe, T. 3 (1903), 55 pp.*

168. — *Galvanotropismus und Galvanotaxis der Ciliata. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 4 (1904), p. 296—332; Bd. 5 (1905), p. 511; Bd. 6 (1907), p. 13.*

169. **Terry, O. P.**, *Galvanotropism of Volvox. Amer. Journ. Physiol., Vol. 15 (1906), p. 235.*

170. **Verworn, M.**, *Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom. Pflügers Arch., Bd. 45 (1889), p. 1; Bd. 46 (1889), p. 267.*

171. — *Untersuchungen über die polare Erregung der lebendigen Substanz durch den konstanten Strom. Ebenda, Bd. 62 (1896), p. 415.*

172. — *Die polare Erregung der lebendigen Substanz durch den konstanten Strom. IV. Mitteilung. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 65 (1896), p. 47—62.*

173. **Wallengren, H.**, *Zur Kenntnis der Galvanotaxis. I. Die anotische Galvanotaxis. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 2 (1902), p. 341—384.*

174. — *Zur Kenntnis der Galvanotaxis. II. Eine Analyse der Galvanotaxis bei Spirostomum. Ebenda, Bd. 2 (1903), p. 516—555; Bd. 3 (1904), p. 22.*

IV. Geotropismus.

175. **Beer, Th.**, *Vergleichend-physiologische Studien zur Statocystenfunktion. I. Pflügers Arch., Bd. 73 (1898); II. ebenda, 1899.*

176. **Bethe, A.**, *Die Otocyste von Mysis. Zool. Jahrb., Bd. 8 (1895).*

177. — *Ueber die Erhaltung des Gleichgewichts. Biol. Ctbl., Bd. 14 (1894), p. 95—114, 563—582.*

178. **Born, G.**, *Biologische Untersuchungen. I. Der Einfluß der Schwere auf das Froschei. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 24.*

179. **Breuer, J. S.**, *Ueber die Funktion der Bogengänge des Ohrlabyrinths. Med. Jahrb., 1874.*

180. — *Beiträge zur Lehre vom statischen Sinne. Ebenda, 1875.*

181. — *Ueber die Funktion des Otolithenapparates. Pflügers Arch., Bd. 46 (1890).*

182. — *Ueber die Funktion der Otolithenaparate. Ebenda, Bd. 50 (1891), p. 195—306, Taf. 3—5.*

183. **Bunting, M.**, *Ueber die Bedeutung der Otolithenorgane für die geotropischen Funktionen von Astacus fluviatilis. Pflügers Arch., Bd. 54 (1893).*

184. **Clark, Gaylord P.**, *On the relation of the otocysts to equilibrium phenomena in Gelasimus pugilator and Platyonychus ocellatus. Journ. Physiol., Vol. 19 (1896), p. 327—343.*

185. **v. Cyon, E.**, *Bogengänge und Raumsinn. Arch. f. Physiol., 1897, p. 29—111.*

186. — *Das Ohrlabyrinth als Organ der mathematischen Sinne für Raum und Zeit. Berlin 1908.*

187. **Delage, Y.**, *Sur une fonction nouvelle des otocystes comme organs d'orientation locomotrice. Arch. de Zool. expér. et génér., (2), T. 5 (1887).*

188. **Engelmann, Th. W.**, *Ueber die Funktion der Otolithen. Zool. Anz. Bd. 10 (1887).*

189. **Ewald, R.**, *Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus, Wiesbaden 1892.*

190. **Jensen**, *Ueber den Geotropismus niederer Organismen. Pflügers Arch., Bd. 53.*

191. **Kreidl, Alois**, *Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinthes. Sitz.-ber. d. Wien. Akad. d. Wiss., Bd. 101 (1892), Abt. III, p. 469—480; Bd. 102 (1893) II, p. 149—174.*

192. **Lee, Frederick S.**, *A study of the sense of equilibrium in fishes. Part I. Journ. Physiol., Vol. 15 (1893), p. 311.*

193. **Lee, Frederick S.**, *A study of the sense of equilibrium in fishes. Part II, Journ. Physiol., Vol. 17 (1894), p. 192.*
194. — *The functions of the ear and the lateral line in fishes. Amer. Journ. Physiol., Vol. 1 (1898), No. 1, p. 128—144.*
194a. **Loeb, J.**, *Die Orientierung der Tiere gegen die Schwerkraft der Erde (tierischer Geotropismus). Sitz.-ber. Würzb. Physiol.-med Ges., 1888.*
195. — *Ueber den Anteil des Hörnerven an den nach Gehirnverletzung auftretenden Zwangsbewegungen, Zwangslagen und assoziierten Stellungsänderungen der Bulbi und Extremitäten. Pflügers Arch., Bd. 50 (1891), p. 66—83.*
196. — *Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere, II, Würzburg 1892.*
197. — *Ueber Geotropismus bei Tieren. Pflügers Arch., Bd. 49 (1891).*
198. — *Ueber die Summation heliotropischer und geotropischer Wirkungen bei den auf Drehscheibe ausgelösten kompensatorischen Kopfbewegungen. Ebenda, Bd. 116 (1907), p. 368.*
199. **Lyon, E. P.**, *The functions of the otocyst. Journ. comp. Neur., Vol. 8 (1898), p. 238.*
200. — *Contributions to the comparative physiology of compensatory motions. Amer. Journ. Physiol., Vol. 3 (1899), p. 86.*
201. — *Compensatory motions in fishes. Ebenda, Vol. 4 (1900), p. 77.*
202. — *On the theory of geotropism in Paramaecium. Ebenda, Vol. 14 (1905), p. 421.*
203. — *Note on the geotropism of Arbacia larvae. Biol. Bull., Vol. 12 (1906), p. 21.*
204. **Mach, E.**, *Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen, Leipzig 1875.*
204a. **Maxwell, S. S.**, *Experiments on the functions of the internal ear. University of California Publications, Vol. 4 (1910), p. 1.*
205. **Moore, Anne**, *Some facts concerning the geotropic gatherings of Paramaecium. Amer. Journ. Physiol., Vol. 9 (1903), p. 238—244.*
206. **Murbach, Louis**, *The static function in Gonionemus. Amer. Journ. Physiol., Vol. 10 (1903), p. 201—209.*
207. **Platt, J.**, *On the specific gravity of Spirostomum, Paramaecium and the Tadpole in relation to the problem of geotaxis. Amer. Nat., Vol. 33 (1899).*
208. **Prentiss, C. W.**, *The otocyst of decapod Crustacea: Its structure, development, and function. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard College, Vol. 36 (1901), No. 7, p. 165—251, 10 pls.*
209. **Schwarz, F.**, *Der Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungsrichtung von Chlamydomonas und Euglena. Ber. Bot. Ges., Bd. 2 (1884), p. 51—72.*
210. **Sosnowski, J.**, *Untersuchungen über die Veränderungen des Geotropismus bei Paramaecium aurelia. Bull. Internat. Acad. Sc. Cracovie, 1899, p. 130—136.*
211. **Trendelenburg, Wilhelm**, *und* **Kühn, Alfred**, *Vergleichende Untersuchungen zur Physiologie des Ohrlabyrinthes der Reptilien. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1908, p. 160.*
211a. **Verworn, M.**, *Gleichgewicht und Otolithenorgan. Pflügers Arch., Bd. 50 (1891), p. 473.*

V. Rheotropismus und Anemotropismus.

212. **Dewitz, J.**, *Ueber den Rheotropismus bei Tieren. Arch. f. Physiol., 1899 (Suppl.), p. 231—244.*
213. **Garrey, W E.**, *A sight reflex shown by Sticklebacks. Biol. Bull., Vol. 8 (1905).*
214. **Hadley, Philip B.**, *The relation of optical stimuli to rheotaxis in the American Lobster, Homarus americanus. Amer. Journ. Physiol., Vol. 17 (1906), p. 326—343.*
215. **Lyon, E. P.**, *On rheotropism I. Amer. Journ. Physiol., Vol. 12 (1904), p. 149.*
216. — *Rheotropism in fishes. Biol. Bull., Vol. 8 (1905), p. 238.*
217. — *On rheotropism II. Amer. Journ. Physiol., Vol. 24 (1907), p. 244.*
218. **Molisch**, *Untersuchungen über den Hydrotropismus. Sitz.-ber. d. Akad. d. Wiss. Wien, 1883.*
219. **Wheeler, W. M.**, *Anemotropism and other tropisms in insects. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 8 (1899), p. 373.*

VI—IX. Chemotropismus, Stereotropismus, Thermotropismus, Cytotropismus und Tropismen bei der Organbildung.

220. **Bernstein, J.**, *Chemotropische Bewegung eines Quecksilbertropfens. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 80 (1900), p. 628—637.*
221. **Barratt, J. O. W.**, *Der Einfluß der Konzentration auf die Chemotaxis. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 5 (1905), p. 73—94.*
222. **Barrows, W. M.**, *Reactions of the Pommace fly to odorous substances. Journ. exper. Zool., Vol. 4 (1907), p. 515.*

223. **Dewitz**, *Ueber die Vereinigung der Spermatozoen mit dem Ei. Pflügers Arch., Bd. 37.*
224. — *Ueber die Gesetzmäßigkeit in der Ortsveränderung der Spermatozoen und in der Vereinigung derselben mit dem Ei. Ebenda, Bd. 39.*
225. **Driesch, H.**, *Die taktische Reizbarkeit der Mesenchymzellen von Echinus microtuberculatus. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 3 (1896).*
226. **Dustin**, *Le rôle des tropismes et de l'odogenèse dans le régénération du système nerveux. Arch. de Biol., T. 25 (1910), p. 267.*
227. **Forssmann**, *Ueber die Ursachen, welche die Wachstumsrichtung der peripheren Nervenfasern bei der Regeneration bestimmen. Zieglers Beitr. z. pathol. Anat., Bd. 24 (1898).*
228. — *Zur Kenntnis des Neurotropismus. Ebenda, Bd. 27 (1900).*
229. **Garrey, W. E.**, *The effect of ions upon the aggregation of flagellated infusoria. Amer. Journ. Physiol., Vol. 3 (1900), p. 291—315.*
230. **Herbst, C.**, *Die Bedeutung der Richtungsreize für die kausale Auffassung der ontogenetischen Vorgänge. Biol. Ctbl., Bd. 14 (1894).*
231. **Jennings, H. S.**, *Studies on reactions to stimuli in unicellular organisms. I—VIII. Amer. Journ. Physiol., 1899—1902.*
232. — *Reactions to stimuli in unicellular organisms. I. Reactions to chemical osmotic and mechanical stimuli. Journ. of Physiol., Vol. 21 (1897), p. 258.*
233. — *and* **Moore, E. M.**, *On the reactions of infusoria to carbonic and other acids, with especial reference to the causes of the gatherings spontaneously formed. Amer. Journ. Physiol., Vol. 6 (1902), p. 233—250.*
234. **Kniep, Hans**, *Untersuchungen über die Chemotaxis von Bakterien. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 43 (1906), p. 215.*
235. **Loeb, J.**, *Beiträge zur Gehirnphysiologie der Würmer. Pflügers Arch., Bd. 56 (1894), p. 247.*
236. — *A contribution to the physiology of colouration in animals. Journ. of Morph., Vol. 8.*
237. — *Ueber die Entwicklung von Fischembryonen ohne Kreislauf. Pflügers Arch., Bd. 54.*
238. **Massart** *und* **Bordet**, *Ref. Physiol. Ctbl., Bd. 4 (1891), p. 332.*
239. **Maxwell, S. S.**, *Beiträge zur Gehirnphysiologie der Anneliden. Pflügers Arch., Bd. 67 (1897), p. 263.*
240. **Mendelssohn, M.**, *Ueber den Thermotropismus einzelliger Organismen. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 60 (1895), p. 1—27.*
241. — *Recherches sur la thermotaxie des organismes unicellulaires. Journ. de Physiol. et de Path. gén., T. 4 (1902), p. 393—410.*
242. — *Recherches sur la interférence de la thermotaxie avec d'autres tactismes et sur le mécanisme du mouvement thermotactique. Ebenda, p. 475—488.*
243. — *Quelques considérations sur la nature et le rôle biologique de la thermotaxie. Ebenda, p. 489—496.*
244. **Parker**, *The reactions of earthworms to salts a study in protoplasmic stimulation as a basis of interpreting the sense of taste. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 17 (1906), p. 55.*
245. **Pfeffer, W.**, *Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. a. d. Bot. Inst. Tübingen, Bd. 1 (1884), p. 364.*
246. — *Ueber chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. Ebenda, Bd. 2 (1888), p. 582.*
247. **Pütter, A.**, *Studien über Thigmotaxis bei Protisten. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1900, Suppl.-Bd., p. 243—302.*
248. **Roux, W.**, *Ueber die Selbstordnung (Cytotaxis) sich berührender Furchungszellen des Froscheies durch Zusammenfügung und Zellgleiten. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 3 (1896).*
249. **Ruchladew**, *Untersuchungen zur Kritik der Methodik chemotropischer Versuche. Ztschr. f. Biol., Bd. 54 (1910), p. 533.*

Die niederen Sinne.

Von **S. Baglioni**, Rom.

Einleitung.

Als niedere Sinne bezeichnet man gewöhnlich die Sinne welche nicht durch ein besonders kompliziert gebautes Werkzeug (wie das Gehörorgan oder das Auge) vermittelt werden, also die Hautsinne (Drucksinn, thermische Sinne, Schmerzsinn) und die chemischen Sinne (Geschmackssinn und Geruchssinn).

Für die Mehrzahl dieser Sinne gilt, wie wir schon zu Anfang dieses Bandes (vgl. p. 3) erwähnt haben, daß sie zu der Kategorie der äußeren Sinnesorgane gehören, deren adäquate Reizquellen sich in der Nähe des reagierenden Organes befinden.

Diese Regel trifft jedoch nicht immer und absolut für alle niederen Sinne zu; sie gilt z. B. nicht immer für die thermischen Sinne (die Sonnenwärme wird ebenso wie das Sonnenlicht empfunden), oder für den Geruchssinn einiger Insekten, wie auch nicht für eine Abart des Drucksinnes (siehe unten p. 524).

W. A. Nagel (35), dem wir die erste allgemein durchgeführte Uebersicht der Sinne bei den verschiedenen Tieren vom vergleichend-physiologischen Standpunkt aus verdanken, hebt hervor, daß zur Unterscheidung und Charakterisierung der Sinne weder die Verschiedenheit der den einzelnen Sinnesreizen entsprechenden psychischen Vorgänge, noch die Verschiedenheit der Sinnesorgane, durch welche der Reiz perzipiert wird, sondern nur die qualitative Verschiedenheit der reizenden äußeren Kräfte dienen kann (Definition der Sinne nach der Reizform).

So unterscheidet er bei den Tieren (insbesondere bei den sogenannten niederen Tieren) die Sinne nach der Reizform als mechanischen, chemischen, thermischen und photoskioptischen (vgl. p. 48 f.) Sinn. Diese Sinne stellt er als die Primitivsinne denjenigen anderen Sinnen (abgeleiteten Sinnen) gegenüber, deren Tätigkeit schon die Existenz gewisser weiterer psychischer Fähigkeiten (Lokalisationsvermögen, Urteilsvermögen) notwendigerweise voraussetzt (Gesichtssinn, Tastsinn, Gleichgewichtssinn etc.).

„Die Scheidung der Organe des mechanischen Sinnes in Tast-, Hör- und Gleichgewichtsorgane verwischt sich bei niederen Tieren (schon bei den Fischen) vielfach, bezüglich der Organe des chemischen Sinnes muß man schon bei manchen Landtieren, besonders aber bei den Wassertieren im Zweifel sein, ob sie sich in Geruchs- und Geschmacksorgane scheiden lassen, denn es ist offenbar nicht zulässig, anzunehmen, daß die Wassertiere außer dem Geschmacksinn einen zweiten, in

seinem inneren Wesen von jenem verschiedenen, chemischen Sinn, den Geruchssinn besitzen, solange nicht nachgewiesen ist, daß es eine Verbreitungsart der Riechstoffe im Wasser gibt, welche von derjenigen der Schmeckstoffe verschieden ist.

Dieser Nachweis ist nicht geliefert, vielmehr sprechen alle Erfahrungen und die Experimente dagegen. Bei den Landtieren ist es der Aggregatzustand der normalen Reizstoffe, welcher Geruch und Geschmack scheidet, indem man normalerweise nur flüchtige, gas- oder dampfförmige Stoffe riecht, nur flüssige oder verflüssigte Stoffe schmeckt. Beim Leben im Wasser fällt die Einwirkung gas- und dampfförmiger Stoffe weg, es ist daher auch kein Grund vorhanden, vom Geschmackssinn den Geruchssinn bei Wassertieren abzuspalten.

An die Stelle von Riechorganen treten bei Wassertieren häufig außerhalb des Mundes gelegene Schmeckorgane.

Die Bedeutung des chemischen Sinnes wechselt bei Wassertieren ebensosehr wie bei Lufttieren, ist aber bei ersteren im allgemeinen geringer als bei letzteren. Namentlich tritt an Stelle des oft fein entwickelten Riechens auf große Entfernung nicht ein entsprechendes Schmecken in die Ferne. Dagegen übernimmt der Geschmackssinn bei den Wassertieren diejenige Funktion des Geruchssinnes, welche ich als Riechtasten bezeichnet habe, d. h. das Beriechen in nächster Nähe: die Schmeckorgane der Wassertiere werden nicht wie die der Lufttiere nur dann erregt, wenn sich Nahrung im Munde befindet, sondern unter Umständen schon vorher, solange sich die Beute nahe dem Munde, aber noch außerhalb desselben befindet.

Daß das Schmecken in die Ferne nicht in der Weise möglich ist, wie das Riechen in die Ferne, rührt daher, daß die Wasserteilchen mitsamt den in ihnen gelösten Stoffen sich viel schwerer und langsamer bewegen als Gasteilchen, sich somit weniger weit und weniger rasch ausbreiten.

Wassertiere, welche ihre Beute auf größere Entfernungen hin bemerken und verfolgen, tun dies daher mittels des Gesichtssinnes."

Gegen die letztere Theorie und Annahme wurden jedoch gewichtige Einwände erhoben, wie wir schon p. 219 und 260 dieses Bandes dargelegt haben und weiter unten bei Besprechung der chemischen Sinne darlegen werden.

Die Organe, mittels deren die Sinnesreize wahrgenommen werden, sind nach Nagel nicht in allen Fällen spezifische Sinnesorgane (Apparate, die nur einem Sinne dienen, d. h. auf nur eine Art adäquater Reize ansprechen). Als Wechselsinnesorgane bezeichnet er solche Apparate, mittels deren mehrere Gattungen von Reizen wahrgenommen werden können, d. h. mehreren Sinnen gleichzeitig oder wechselweise als Organ dienen können. Ein solches Sinnesorgan hat nicht eine, sondern mehrere adäquate Reizgattungen. Als Universalsinnesorgane bezeichnete Nagel schließlich diejenigen Wechselsinnesorgane, mittels deren sämtliche Reizgattungen wahrgenommen werden, d. h. Apparate, die sämtlichen Sinnen, welche ein Wesen besitzt, als Organ dienen. Ein Universalsinnesorgan sieht Nagel in der reizaufnehmenden Oberfläche aller Protozoen, ferner im Ektoderm nervenloser Metazoen (? Schwämme). Auch bei Tieren mit Nerven glaubte er jedoch es annehmen zu dürfen. Spezifische Sinnesorgane scheint es bei allen Hauptstämmen der Metazoen zu geben, ebenso aber auch Wechselsinnesorgane, wenn auch letztere hauptsächlich bei Wirbellosen vorkommen.

Auch diese Annahmen Nagels blieben nicht unwidersprochen, denn die Existenz von Wechselsinnesorganen wurde von ihm mehr hypothetisch postuliert, als aus einwandsfrei festgestellten Tatsachen abgeleitet (vgl. auch oben p. 73 dieses Bandes).

Fast alle unsere Kenntnisse über die Funktion der Sinne verdanken wir der Untersuchung am Menschen unter Anwendung der

Methode der Selbstbeobachtung. Wenn wir die Forschung auf die Sinne der übrigen Organismen ausdehnen wollen, sind wir in besonders hohem Maße der Gefahr ausgesetzt, denselben menschliche Fähigkeiten und Eigenschaften zuzuschreiben. Ein wesentlicher Unterschied besteht eben (von den psychischen Merkmalen abgesehen) bei der methodischen Feststellung etwaiger Sinnesfunktionen an uns und an den übrigen Tieren in dem Umstand, daß wir an uns das Zustandekommen der Tätigkeit des betreffenden Sinnesorganes (Erregung) direkt durch daran sich anschließende bewußte Empfindung wahrnehmen, d. h. also durch einen Vorgang in den höheren Nervenzentren, der auch ohne äußerlich sichtbare Erscheinung ablaufen kann, während wir die Tätigkeit eines Sinnesorganes bei Tieren erst aus äußerlich deutlich sichtbaren Reaktionsvorgängen (wie Bewegungen oder Sekretionen) indirekt erschließen müssen. Dies gilt im allgemeinen für alle Sinne, namentlich aber für die Sinne des proprio-ceptiven Feldes SHERRINGTONS (besonders des Schmerzsinnes).

I. Tast- oder Drucksinn.

A. Allgemeines.

Morphologisches.

Im Gegensatz zu den Wirbeltieren, namentlich dem Menschen, in deren Haut zahlreiche und verschiedenartige Nervendorgane neben freien Nervenendigungen sich befinden, wurden bisher in der Haut der Wirbellosen nur spärliche und kaum differenzierte Sinnesorgane nachgewiesen. Nach R. HESSE (26) gestaltet sich eine Uebersicht folgendermaßen:

Bei den Schwämmen ist das Vorkommen von Sinnesorganen überhaupt fraglich.

Bei den Cölenteraten und Stachelhäutern ist nur eine Art von primären Sinneszellen mit einem Geißelhaar bekannt; denn freie Nervenendigungen sind bei beiden in der Haut noch nicht nachgewiesen.

In der Reihe der Würmer sind freie Nervenendigungen innerhalb des Körperepithels weitverbreitet. Wir finden sie bei den Strudelwürmern, wo außerdem noch primäre Sinneszellen mit starren Tasthaaren vorhanden sind. Ebenso finden wir sie in der Haut der Saug- und Bandwürmer. Beim Blutegel und Regenwurm sind reichlich freie Nervenendigungen zwischen den Epithelzellen nachgewiesen, ebenso bei vielen Borstentieren des Meeres, bei denen auch die Wurzel der Borsten von solchen umsponnen sind.

Bei den Mollusken sind ebenfalls freie Nervenendigungen in der Haut neuerdings entdeckt worden; differenzierte Sinnesorgane oder Sinneszellen wurden dagegen in ihrer Haut noch nicht nachgewiesen.

Bei den Arthropoden sind wir etwas besser orientiert. Ihre hohlen Borsten und Haare sind fast durchweg mit Nerven versehen, und zwar sind es meist freie Nervenendigungen, die in sie eintreten. Auch primäre Sinneszellen kommen an borstenähnlichen Organen vor (HESSE).

Nach NAGEL (34) sind die Hauptformen der Hautsinnesorgane der Insekten das Haar, der Kegel (bzw. Zapfen) und die Porenplatte; zwischen allen drei Formen bestehen Uebergänge. Alle drei können eine dicke derbe oder eine dünne zarte Chitinwand besitzen; die Wand fehlt aber nie; freie Nervenendigungen an der Körperoberfläche mit Durchbohrung der Cuticula gibt es bei Insekten nicht.

Haare, Kegel und Porenplatten mit dicker Chitinwand dienen ausschließlich der Wahrnehmung mechanischer Reize. Haare und Kegel können in diesem Falle

auch massiv, oder der etwa vorhandene Hohlraum kann abgeschnürt sein, somit kein lebendes Gewebe mehr enthalten.

Die dünnwandigen Haare, Kegel und Porenplatte sind für mechanische, chemische und thermische Reize zugänglich und dienen der Wahrnehmung dieser drei Reizarten gleichzeitig oder wechselweise: sie sind „Wechselsinnesorgane".

Die Fische und die im Wasser lebenden Amphibien besitzen in den sogenannten Seitenorganen eigentümlichen Drucksinnesorgane, von denen wir unten ausführlich sprechen werden.

In der Haut der höheren Wirbeltiere sind neben freien Nervenendigungen Nervenendorgane bekannt, die sich vielfach an diejenigen der menschlichen Haut, freilich in einer vereinfachten Form anschließen. Die folgenden Angaben wurden ebenfalls R. Hesse (26) entnommen.

Die sogenannten Tastflecke der luftlebenden Amphibien enthalten, unter besonders beschaffenen Epithelbezirken, in der Cutis Haufen von Tastzellen. Daneben kommen überall freie Nervenendigungen vor.

Die Tastflecke der Reptilien erinnern im Aufbau der zugehörigen Tastorgane sehr an die zusammengesetzten Grandryschen Körperchen der Vögel und liegen wie diese in der Kutis.

Bei den Vögeln spielen die zelligen Tastkörperchen in der Cutis eine größere Rolle als die freien Nervenendigungen der Epidermis. Im allgemeinen finden wir bei ihnen Tastkörperchen, die den Merkelschen und den Kolbenkörperchen der Säuger entsprechen. Erstere, die Grandryschen Körperchen, liegen aber in der Cutis und bestehen gewöhnlich aus mehreren Tastzellen, die jedoch in der Nervenversorgung ganz denen der Säuger ähneln. Die Kolbenkörperchen (Herbstsche Körperchen) sind von den Vaterschen Körperchen nur durch die zellige Ausbildung des Kolbens unterschieden. Die Körperchen sind überall in der Haut verstreut; vor allem die Kolbenkörperchen finden sich in den Federbälgen, besonders reichlich an den Tastfedern (die sich namentlich am Schnabelgrund von Nachtvögeln finden und den Tasthaaren des Schnurrbartes der carnivoren Säugetiere funktionell entsprechen). Auch in der Cutis des Schnabels und der Zunge der Vögel sind beiderlei Körperchen vorhanden, und zwar zeichnen sich jene Vögel, die Schnabel und Zunge besonders ausgiebig zum Tasten benutzen, durch Anhäufung solcher Körperchen an diesen Stellen aus; so Gänse und Enten, die mit Schnabel und Zunge gründelnd ihre Nahrung suchen; so die Spechte, die mit dem Schnabel die Bäume perkutieren und mit der Zunge die Beute aus Bohrlöchern im Holz holen; bei den Schnepfen, die im Morast nach Nährtieren bohren, ist die vordere Verdickung des Schnabels sehr reich an ihnen, ebenso die Zunge.

Die Nervenendapparate der Haut der Beuteltiere (*Didelphys*) wurden neuerdings von V. Ducceschi (17) untersucht und denjenigen der höheren Säugetiere und des Menschen wesentlich ähnlich gefunden, gleichwohl in einer stark vereinfachten Form.

Nach R. Hesse (26) sind bei den Säugern die bei den Menschen gefundenen Sinnesorgane meist allgemein verbreitet, besonders die freien Nervenendigungen, die Merkelschen Tastzellen und die Vater(-Pacini)schen Körperchen. Meissnersche Körperchen kommen weniger häufig vor; man findet sie besonders bei den Affen an Handfläche und Lippen, bei Klammeraffen auch an der haarlosen Greiffläche des Greifschwanzes. Ducceschi fand dieselben auch in den haarlosen Flächen der Extremitäten von *Didelphys*.

Die Tasthaare haben einen ähnlichen, aber viel reicher ausgebildeten Nervenapparat am Haarbalg und Wurzelscheide, wie die übrigen Haare.

Reich innerviert sind die Flughäute der Fledermausflügel. Bei *Vesperugo serotinus* stehen auf den Flügeln im ganzen 8—10000 Sinneshaare; dazu sind auch die langen Ohren reich mit Nerven versehen.

Reich an Nervenendigungen sind auch die nackten Schnauzenteile, so beim Hund, beim Schwein, beim Elefanten und ganz besonders beim Maulwurf. Die Maulwurfschnauze ist, in Vertretung der rückgebildeten Augen, zu einem Sinnesorgan von ungemeinem Nervenreichtum und wahrscheinlich entsprechend gesteigerter Rezeptionsfähigkeit umgewandelt (R. Hesse, 26).

Der Tast- oder Drucksinn (je nachdem man die Empfindungsmodalität oder die adäquate Reizart bezeichnen will) ist sicher einer der verbreitetsten Sinne; durch ihn treten die lebenden Wesen mit den umgebenden Gegenständen in direkte Beziehung und gewinnen von ihnen sozusagen direkte Kenntnis. Die Erscheinungen der Thigmotaxis und der Thigmotropismus der Protozoen und der Pflanzen gehören bis zu einem gewissen Grade hierher.

Bei den Metazoen treten verschiedene Formen des Drucksinnes auf, die jedoch vielleicht nur verschiedene Intensitätsgrade derselben Sinnesqualität darstellen. Als Berührungssinn wird der Sinn bezeichnet, mittels dessen der bloße Kontakt oder die Berührung der Objekte wahrgenommen wird. Unter Drucksinn verstehen wir die stärkeren Druckempfindungen z. B. eines Gewichtes, durch welche wir seine Schwere, seine Größe zu beurteilen vermögen. Sehen wir von dieser Unterscheidung, die, wie heute allgemein angenommen wird, auf keinem wesentlichen qualitativen Unterscheidungsmerkmal beruht, ab, so können wir bei den Tieren, namentlich den im Wasser lebenden Tieren, zwei Arten von Tastsinn unterscheiden, je nachdem der mechanische Reiz unmittelbar oder mittelbar, d. h. durch das umgebende Medium (Wasser, Boden, Luft) auf die Hautsinnesorgane einwirkt. Im ersteren Falle reagiert das Tier auf nahestehende und nahewirkende Gegenstände; im zweiten Falle vermag es auf fernstehende und fernwirkende Objekte zu reagieren, die in dem umgebenden Medium mechanische Wirkungen (Stöße, Erschütterungen, Wellen) erzeugen. Letztere Art von Tastsinn ist sehr verbreitet, namentlich bei Wassertieren, deren Medium sich wegen seiner Dichte auch besser dazu eignet, derartige Druckwirkungen zu leiten. Erst vor kurzem hat man diesen jedoch die Aufmerksamkeit zugewendet, da man früher die durch sie herbeigeführten Reaktionen vielfach als Gehörreaktionen (Schallempfindungen) deutete (vgl. unten, S. Baglioni, 2, 4; H. Winterstein, 51).

Diese Art von fernwirkendem Tastsinne ist jedoch nicht auf die Haut der Wassertiere beschränkt; sie kann auch bei an der Luft lebenden Tieren und selbst beim Menschen nachgewiesen werden. In diesem Falle müssen natürlich die mechanischen Druckwirkungen der Luftwellen oder des erschütterten Bodens das Uebertragungsmittel darstellen. Eine alte Erfahrung Spallanzanis lehrt dies für die Fledermaus. Er ließ eine von ihm geblendete Fledermaus in einem Zimmer fliegen, wo Wäscheleinen kreuz und quer gespannt waren. Das Tier vermochte diesen Hindernissen auf das genaueste auszuweichen; es ertastete gleichsam die Lage der Leinen aus den von ihnen zurückprallenden Luftwellen (R. Hesse, 26). Auch die bekannte Tatsache, daß viele Blinde mechanische Hindernisse auf ihrem Wege zu erkennen und zu vermeiden vermögen, ohne dieselben zu berühren, beruht nach Kunz (29) auf der feinen Empfindlichkeit des Tastsinnes ihrer Haut, der die zurückprallenden Luftwellen wahrnimmt. Diese Fähigkeit kann übrigens nach Kunz auch an normalen Individuen nachgewiesen werden.

Die grundlegende, am Menschen nachgewiesene Tatsache, daß die Haut keine gleichförmige Sinnesfläche für die Druckreize (ebenso wie für die thermischen und Schmerzreize) darstellt, sondern in den verschiedenen Hautgegenden verschieden zahlreiche spezifisch reagierende Punkte aufweist, wurde bisher nicht zum Ausgangspunkte vergleichender Untersuchungen an Tieren gewählt.

Doch ergibt sich aus der vergleichenden Betrachtung des vorliegenden Tatsachenmaterials, daß, ebenso wie beim Menschen, bei dem gewisse Hautgegenden, die mit der Umgebung öfter in Berührung kommen und zu deren Abtastung benützt werden (Fingerballen, Handfläche, Zungenspitze etc.), reicher mit Tastpunkten versehen sind, auch bei Tieren diejenigen Stellen ihres Körpers, die durch ihre Lage und Funktion in direkter Beziehung zur Umgebung stehen, ebenfalls eine feine Tastsensibilität zeigen, indem sie geradezu zu Werkzeugen des sogenannten aktiven Tastsinnes werden. Hierher gehören z. B. die Greifarme der Actinien und die Tentakeln der Quallen und Rippenquallen, die Tentakeln und die Spitzen der Ambulacralfüßchen bei den Echinodermen, Vorder- und Hinterende der Ringelwürmer sowie ihre fühlerartigen Anhänge und Cirrhen. Bei den Mollusken sind besonders die Teile, die aus der Schale hervorgestreckt werden, sehr empfindlich für Berührung, vor allem der Vorderrand der Sohle bei den Schnecken, die Siphonen und der Mantelrand bei den Muscheln; ja freischwimmende Muscheln, wie Kamm- und Feilenmuscheln (*Pecten* und *Lima*) besitzen zahlreiche Tastfäden längs ihres ganzen Mantelrandes (R. Hesse, 26). Nach Baglioni (3) dient die Membran der sogenannten Segel tragenden Arme des Weibchens von *Argonauta argo*, die gewöhnlich über die Schale ausgestreckt wird, dazu, diese nicht zum Gesichtsfeld gehörende und an sich unempfindliche Körpergegend indirekt für mechanische Reize empfänglich zu machen.

Bei den Arthropoden, wo der harte Panzer die ganze Oberfläche des Körpers überzieht und Druckreize unwirksam macht, sind überall nachgiebige Chitinborsten angebracht, die auf Poren des Panzers stehen und als Ueberträger für mechanische Reize dienen; besonders reichlich sind die Fühler und Beine mit solchen Borsten und deren Abkömmlingen bewaffnet (vgl. oben).

Bei vielen Fischen, besonders bei Grundbewohnern (Karpfen, Barbe, Schlammbeißer), sind an der Schnauze Bartfäden vorhanden; bei der Meerbarbe (*Mullus barbatus*) sind die Barteln äußerst beweglich und werden zum Abtasten des Bodens benutzt. Bei den Amphibien sind es die Enden der Gliedmaßen, bei den Reptilien häufig die Zunge, bei den Vögeln vorwiegend Schnabel und Zunge, die ausgiebig mit Tastsinn ausgestaltet sind. Säuger sind Tastreizen besonders zugänglich an den Finger- und Zehenenden und an dem Ballen der Füße; aber auch der Rüssel des Elefanten und des Schweines, die Schnauze des Maulwurfes, die letzte Strecke des Wickelschwanzes bei den Neuweltaffen sind sehr empfindlich für mechanische Reize (R. Hesse, 26).

B. Cölenteraten.

Bei Besprechung der Physiologie des Nervensystems hatten wir Gelegenheit, von der Empfindlichkeit aller Cölenteraten für mecha-

nische Reize zu sprechen. So sahen wir (p. 35 f.), daß R. Zoja die Empfindlichkeit der Hydra für allgemein wirkende mechanische Reize (Erschütterungen der Umgebung), G. Wagner (p. 36) die Wirkung von lokal wirkenden mechanischen Reizen nachwies.

Bei Actinien haben W. Nagel, J. Loeb, M. Wolff, v. Heider, G. Brunelli, Jennings (vgl. p. 41 f.) die Empfindlichkeit für allgemein und lokal wirkende Druckreize untersucht.

Romanes, Nagel und Yerkes stellten die Wirkung derselben mechanischen Reize auf Medusen fest (vgl. p. 63 f., 70 f.).

Eimer und Nagel untersuchten die Tastempfindlichkeit der Ctenophoren (vgl. p. 99 f.).

C. Würmer.

Die Würmer zeigen einen recht ausgesprochenen Tastsinn, indem sie durch ihn (sowie durch den chemischen Sinn) die Haupteigenschaften ihrer Umgebung zu erkennen und zu verwerten wissen. Deutliche Hinweise auf die feine Tastempfindlichkeit der Würmer für lokalisierte Druckreize haben wir oben (p. 110 f.) aus den Untersuchungen von A. C. Smith, H. S. Jennings und E. Hanel u. a. kennen gelernt.

Daß die im Wasser lebenden Würmer nicht nur für lokal wirkende Druckreize, sondern auch für allgemein wirkende, durch die Wellen ihres Milieus übertragene Druckreize höchst empfindlich sind, ebenso wie alle im Wasser lebenden Tiere, wies H. Winterstein (51) an den röhrenbewohnenden Ringelwürmern *Spirographis Spallanzanii* und *Hydroides pectinata* nach. Diese Würmer ziehen ihre zierlichen Kiemenkronen auf die leiseste Berührung blitzschnell in die Röhre zurück. Das Anblasen einer tiefen Membranpfeife unter Wasser in einer Entfernung von 2—10 cm für die *Spirographis*, von etwa 10—30 cm für *Hydroides* veranlaßt nun dasselbe sofortige Zurückziehen der Kiemenkrone. Wasserwellen von geringerer Frequenz (2—3mal in der Sekunde) oder sonstige schallose Erschütterungen des Wassers von nicht gar zu großer Intensität fand Winterstein dagegen meist vollkommen wirkungslos. Die Erklärung dieses Unterschiedes wäre nach Winterstein in dem Gebiet der Summationserscheinungen zu suchen, wie sie besonders bei der elektrischen Reizung bekannt sind: die schallosen Erschütterungen und Einzelwellen entsprechen den elektrischen Einzelschlägen, die rasch aufeinander folgenden Schallwellen den tetanisierenden Strömen, die ja oft dort einen kräftigen Effekt erzielen, wo die Einzelreizung völlig versagt. Man könnte aber auch an eine andere Erklärungsmöglichkeit denken, daß nämlich die Würmer an die Wirkung der langsamen Wasserwellen infolge ihres längeren Aufenthaltes in den Bassins, in denen das Wasser fortwährend zur Durchlüftung erneuert wurde, gewöhnt waren und darauf nicht mehr reagierten, während sie neu hinzukommende, sozusagen fremde Wasserwellen zu erkennen vermochten, ähnlich wie dies z. B. bei den Hydren von R. Zoja (p. 36) oder den blinden Octopoden von S. Baglioni (p. 219) der Fall war. Dann ist auch die weitere Beobachtung von Winterstein leicht erklärlich, daß nämlich auch Schlagen gegen den Boden des Aquariums oder bloßes Klopfen an die Glaswand bei vielen *Hydroides* ein Zurückziehen der Kiemen veranlaßte.

Daß schließlich auch die Tunicaten (Ascidien) sehr empfindlich für alle Arten Druckreize sind, haben wir oben erörtert (p. 135 f.).

D. Echinodermen.

Daß die Echinodermen über einen ausgezeichneten Tastsinn verfügen, geht deutlich aus den Untersuchungen von ROMANES, PREYER und MANGOLD (vgl, oben p. 145 f.) hervor. Nach COWLES (15), der an Schlangensternen experimentierte, stellt die Berührung eines Armes mit einer festen Wand oft einen wichtigen Faktor für die Bestimmung der Lokomotionsrichtung dar, indem sie für eine gewisse Zeit nachwirkt. Hier sei noch folgendes bezüglich der Schwerkraftreize hinzugefügt.

Nach E. MANGOLD (33) wird die an mehreren Echinodermen beobachtete „negative Geotaxis" (vgl. d. Hdb. p. 186), d. h. die Neigung, nach höheren Wasserschichten zu wandern, durch eine besondere Sensibilität für den Reiz der Schwerkraft erzeugt, wie dies von LYON (32) für die negative Geotaxis der freischwimmenden Paramäcien nachgewiesen wurde.

Besondere periphere Perzeptionsorgane für den Schwerkraftreiz konnte jedoch MANGOLD nicht auffinden. „Die geotaktische Sensibilität muß im abgeschnittenen und seiner Spitze beraubten Arme noch ihren Sitz haben; ob sie sich aber auf die Sinneszellen der Haut oder auf andere Zellen des Armes beschränkt oder ob sämtliche Körperzellen noch wie der Zellkörper eines *Paramaecium* diese spezifische Sensibilität besitzen, kann noch nicht entschieden werden." Den eigentlichen Reizungsvorgang wird man in ähnlicher Weise sich vorstellen können, wie es LYON für Paramäcien annimmt; „es wäre denkbar, daß die schwereren Teilchen des Inhaltes der für die Perzeption des Schwerkraftreizes in Betracht kommenden Zellen bei jeder Lage des Seesternkörpers oder seiner Teile auf ihre Unterlage innerhalb der Zellen einen Druck ausüben, der als mechanischer Reiz wirkt und eine Fluchtbewegung in der Richtung, in welcher dieser Druck immer kleiner wird, also vom Erdmittelpunkte fort, auslöst."

E. Mollusken.

Die Mollusken scheinen einen hochentwickelten Tastsinn in ihrer nackten Haut zu besitzen, obwohl die experimentellen Kenntnisse diesbezüglich recht spärlich sind. Immerhin geht aus den im Abschnitte der Physiologie des Nervensystems erwähnten Untersuchungen von G. A. DREW (p. 190) hervor, daß *Ensis directus* in seinem Fuße (und Siphonen) besonders reizempfindliche Sinnesorgane besitzt.

Aus den an Aplysien ausgeführten Versuchen von BETHE (p. 195) und F. W. FRÖHLICH ergibt sich ferner, daß die Fühler und die Mundlappen dieser Tiere auf Berührungsreize reagieren.

Ueber die Pulmonaten liegen die Untersuchungen von KÜNKEL vor (p. 200), der die eingreifende Wirkung der lokalisierten mechanischen Reize an Limaces und Arionen feststellte. Auch W. BIEDERMANN (vgl. p. 207) fand lokalisierte mechanische Reize wirksam, die erloschene Peristaltik der Sohle wieder auszulösen.

Nach den neueren Untersuchungen von E. YUNG (53) geht der *Helix pomatia* jeglicher Lichtsinn ab. Die auf ihrem Wege befindlichen

Hindernisse vermag diese Schnecke nur mittels der Hautsinne, namentlich des Tastsinnes ihrer Fühler zu erkennen und zu vermeiden. Deshalb erhält sie von den Hindernissen für gewöhnlich erst Kenntnis, wenn die Enden ihrer ausgestreckten Fühler mit denselben in Berührung gekommen sind. Wenn es mitunter scheint, daß die Schnecke beim Weiterkriechen die Hindernisse schon auf eine geringe Entfernung gefühlt habe, so beruht dies darauf, daß die Hindernisse (Steine, Holzstücke, Papierstreifen, Gras usw.) entweder Riechstoffe ausdünsten, oder eine von der Umgebung abweichende Temperatur haben, oder schließlich Luftwellen oder Bodenerschütterungen erzeugen, die dann von den Fühlern perzipiert werden.

Daß die Cephalopoden über einen hochentwickelten und den verschiedensten Zwecken dienenden Tastsinn verfügen, geht deutlich aus den am *Octopus* angestellten Untersuchungen von Baglioni (2, 4) hervor (vgl. auch p. 217 f.). Die Feinheit dieses Sinnes äußert sich sowohl in dem hohen Unterscheidungsvermögen für die verschiedenen Druckreize (Wahrnehmung der Qualität der Objekte), wie durch seine niedrige Reizschwelle. Zur annähernden Schätzung der Reizschwellen wurde folgender Versuch ausgeführt.

Ein etwa 2 bis 3 cm langes Stück dünnen Baumwollnähfadens wurde an dem hakenförmigen Ende eines längeren Glasstabes angebunden und sein freies Ende im Wasser vorsichtig, d. h. möglichst unter Vermeidung jeder Wasserwelle, an verschiedene Hautstellen eines ruhig dasitzenden blinden *Octopus* herangebracht. Das Tier vermochte diesen schwachen Druckreiz meist wahrzunehmen und reagierte deutlich mit Bewegungserscheinungen (der Saugnäpfe oder der Chromatophoren). Nicht alle Gegenden der Haut zeigten jedoch die gleiche Reizempfindlichkeit. Namentlich waren die Hautgegenden der Arme sehr empfindlich und vor allem die den Saugnäpfen anliegenden Partien. Dabei streckte sich der betreffende Saugnapf nach dem Reizort zu aus und kniff zu. Minder empfindlich schien die Haut des Rumpfes und besonders die Haftfläche der Saugnäpfe zu sein, deren Reizung von keiner Reaktion gefolgt war. [Zum Vergleich sei erwähnt, daß Baglioni an seiner Handfläche (in der Luft) den genannten Druckreiz nicht wahrnehmen konnte. Er empfand ihn erst dann, wenn er denselben auf besonders empfindliche Tastpunkte (den Bulbus der Haare des Handrückens) einwirken ließ. Auch hier wurde aber der Reiz nicht mehr empfunden, wenn er auf die in Seewasser getauchten Hände appliziert wurde.]

Andererseits wurde schon oben (p. 217 f.) erwähnt, daß es am blinden *Octopus* Druckreize sind, welche ihn zu den komplizierten Bewegungen des Beutefanges veranlassen können, und auf Grund deren er die genießbaren Objekte von ungenießbaren unterscheidet. (Letzteres vermag er nicht durch den Gesichtssinn.)

Wir sahen auch (p. 218 f.), daß diese Tiere (wie vielleicht alle Wassertiere) nicht nur auf unmittelbar einwirkende Druckreize fester Gegenstände zu reagieren vermögen, sondern auch auf Druckreize, die durch (auch sehr schwache) Wasserwellen entstehen. Dadurch empfinden sie auch die schwächsten lautlosen Erschütterungen ihrer Umgebung. Die früher vielfach an Wassertieren beschriebenen Erscheinungen einer gelegentlichen Wahrnehmung von Schallreizen wären demnach lediglich auf den Tastsinn und nicht etwa auf einen Gehörsinn zu beziehen.

F. Arthropoden.

Auch die Arthropoden verfügen über eine sehr entwickelte Tastsensibilität, die namentlich in ihren Anhängen (Fühler, Beine usw.) recht ausgesprochen ist.

Die Untersuchungen von A. BETHE am Nervensystem der Crustaceen (vgl. p. 255f.) hatten schon einige hierhergehörige Erscheinungen festgestellt. Auch die Versuchsergebnisse von DOFLEIN bezüglich der Wirkung von lokalisierten Druckreizen haben wir schon dort erwähnt (vgl. p. 263f.). Aus der Abhandlung von DOFLEIN (16) verdienen hier noch folgende Notizen wiedergegeben zu werden.

Als Endorgane der Tastempfindungen (Tangorezeption) dienen bei den Krebsen wie bei allen mit einem Panzer versehenen Arthropoden die sogenannten Tasthaare. Es sind dies verschieden gestaltete Borsten, welche mit einem Gelenk der Panzeroberfläche eingefügt sind und durch Sinneszellen mit feinen peripheren Nerven in Verbindung stehen. Solche Tasthaare befinden sich an allen exponierten Stellen des Crustaceenkörpers; an den Antennengeißeln, an den Beinen, an den Schwimmfüßen, Schwanzplatten, am Rostrum, an allen Kanten und vorragenden Punkten des Körpers. Sie sind an allen Gelenken vorhanden und vor allen Dingen an den Enden der Gliedmaßen.

Ein Hauptsitz der Tangorezeption sind die langen Geißeln der Antennen, welche mit Tasthaaren reichlich besetzt sind, und die zur Prüfung der ganzen Umgebung des Tieres dienen (vgl. d. Hdb. p. 261 f.).

Auch der diese Tiere auszeichnende „Thigmotropismus", d. h. die Neigung, sich in den Ecken und Winkeln des Aquariums aufzuhalten, ist nach DOFLEIN eine Funktion der Tasthaare, indem das Tier dabei mit einer größeren Anzahl von Tasthaaren Berührung mit den Gegenständen seiner Umgebung sucht.

Eine besondere Rolle spielen andererseits nach DOFLEIN die sich in der Nähe der Gelenke befindenden Haare. „Es sind dies kürzere oder längere starre Borsten, welche so angeordnet sind, daß sie bei den verschiedenen Bewegungen der Glieder entweder mit bestimmt geformten Oberflächenteilen des Panzers oder mit anderen Borstenreihen in Berührung kommen. Da diese Haare Tasthaare sind, welche mit Sinneszellen in Verbindung stehen, so gibt uns die Art ihrer Anordnung ohne weiteres eine Vorstellung von ihrer Funktion. Man ist im allgemeinen geneigt, anzunehmen, daß die jeweilige Stellung eines Körperteiles bei den Crustaceen durch Muskelgefühl geregelt wird ... Es erscheint mir viel wahrscheinlicher, daß bei unseren Crustaceen ein Hauptteil dieser Funktion den geschilderten Tasthaaren zukommt. Ich möchte sie als Stellungshaare bezeichnen, denn je nach der Stellung des betreffenden Gliedes zu seinem Nachbarglied muß eine verschieden große Zahl dieser Haare gereizt werden. Auch muß je nach der Stellung die Intensität des Druckes oder Zuges erheblich variieren. Ich bin der Ansicht, daß diese Stellungshaare von großer Bedeutung für das Zustandekommen der zweckmäßigen Stellungen und Bewegungen bei unseren Crustaceen sind."

Tasthaare schließlich, welche das Tier besonders bei seinen Schwimmbewegungen über den Wasserdruck orientieren resp. durch bestimmte Reflexe die Bewegungen je nach den Bewegungen des umgebenden Wassers koordinieren helfen sollen, befinden sich auf der

Fläche der Platten des Schwanzfächers. Es sind dies mit einem Gelenk eingefügte Sinneshaare, in deren basalen Teil ein schon im Leben sichtbarer Nervenfortsatz eindringt. Bei Formen, die während des ganzen Lebens im freien Wasser schwimmen (bathypelagische Formen), sind ganze Teile des Körpers, vor allen Dingen aber die Schwanzplatten, vollkommen mit derartigen federförmigen Tasthaaren bedeckt.

„Diese Ausführungen (so schließt Doflein) zeigen, daß die Tasthaare der Crustaceen viel mehr Beachtung verdienen, als sie bisher gefunden haben. Ihre so vielgestaltige Form, ihre Größe und Stellung am Körper ist sicher von großer Bedeutung und ermöglicht ihnen, im Leben ihrer Träger eine Rolle zu spielen, welche denselben eine größere Anzahl komplizierter Sinnesorgane erspart. Das morphologische und physiologische Studium der Sinneshaare bei Crustaceen, welche unter verschiedenen Existenzbedingungen vorkommen, wird uns sicher eine Menge neuer interessanter Aufschlüsse bringen.“

Ueber die Funktionen der verschiedenen Sinnesorgane der luftlebenden Insekten, namentlich der sozial lebenden Hymenopteren (Ameisen und Bienen), deren Leistungen so wunderbar erscheinen, liegen schon verhältnismäßig zahlreichere und bedeutende Untersuchungen vor. Wir wollen in dieser Hinsicht an erster Stelle A. Forel (18) nennen, der hauptsächlich an Ameisen experimentierte und neuerdings die Ergebnisse seiner vor 30 Jahren begonnenen und immer weiter geführten Versuche in einem Buch zusammengefaßt hat, in dem er auch die gesamte Literatur von seinem Standpunkte aus kritisch beleuchtete. In dem folgenden kurzen Resumé über die Funktionen der Sinnesorgane der Insekten sind wir hauptsächlich seinem Buche gefolgt.

Alle Autoren nehmen an, daß die Insekten Tastreize mit größter Schärfe empfinden. Trotzdem ist dies nicht bei allen oder stets der Fall. Gewisse Käfer, die einen dicken Chitinpanzer haben, erscheinen weniger empfindlich gegen leichte Berührungen als jene, die eine dünne Haut besitzen. Unter den Insekten, die überall mit einem feinen Tastsinn versehen sind, wären in erster Linie die Raupen zu nennen. Meistens ist die Tastempfindlichkeit unregelmäßig über die Oberfläche des Körpers verteilt. Gewisse Teile, so z. B. die Flügeldecken und die Flügel, erscheinen in hohem Grade unempfindlich. Der feinste Tastsinn scheint (zusammen mit dem Geruchssinn) in den Antennen lokalisiert zu sein. Danach folgen die Taster, die Trochanteren und die Tarsen, die alle zahlreiche Nervenendigungen aufweisen und äußerst empfindlich gegen Berührung sind. Dasselbe gilt für das Abdomen sowie für die Analanhänge, wo solche vorhanden sind, und überhaupt für alle weichen Partien des Körpers (Forel).

Die Spinnen sollen nach Forel und Nagel (35) einen ausgezeichneten Tastsinn besitzen, durch welchen sie z. B. imstande sind, die verschiedenartigen Erschütterungen ihres Netzes zu erkennen und so die Beute von den Feinden zu unterscheiden.

G. Wirbeltiere.

Daß *Branchiostoma* (*Amphioxus*) für lokalisierte mechanische Hautreize sehr empfindlich ist, haben wir oben gesehen (p. 336 f.). Namentlich seine Kopfanhänge (Cirrhen) sind mit feiner Tastempfind-

lichkeit begabt. Er reagiert ferner auch auf allgemein wirkende mechanische Reize seiner Umgebung.

Ebenso empfindlich für punktförmige Tastreize (mittels des oben p. 528 erwähnten Reizfadens angebracht), wie *Octopus*, fand Baglioni (2 u. 4) besonders einige Hautgegenden mehrerer Fische. Die hierzu benutzten Fische waren normale und geblendeten Individuen von *Balistes capriscus,* ferner normale Individuen von *Scyllium canicula, Uranoscopus scaber*, *Blennius ocellaris, Conger vulgaris.* Die mit feiner Tastsensibilität ausgestatteten Hautgegenden waren z. B. bei *Balistes* die Haut der Flossen und die Haut der oberen vorderen Fläche der Stacheln, deren Reizung Aufrichten der Stacheln zur Folge hat. Die Narben der abgetragenen Augen schienen dagegen (wie beim Menschen) für Tastreize unempfindlich zu sein. Am normalen *Scyllium* wurden folgende Hautgegenden besonders empfindlich gefunden: die unmittelbare Umgegend der äußeren Kiemenspalten, deren Reizung den bekannten Atemreflex (Ausspeireflex) auslöst, die Umgegend der Spritzlöcher, deren Reizung entsprechende Atemreflexe hervorruft, die Umgegend der Augen und die Haut der Lider, deren Reizung Schließung der Lider auslöst. Die Oberfläche der Hornhaut war dagegen unempfindlich. Am *Conger* wurde die Haut der Rückenflosse besonders empfindlich gefunden.

Daß die Fische auch die mittelbaren Druckreize ihres Milieus zu empfinden vermögen, zeigte das Verhalten des geblendeten *Balistes*, bei dem die oben (p. 218 f.) erwähnten, beim *Octopus* so sehr wirksamen schwachen Erschütterungen des Wassers gleichfalls deutliche Reaktionen erzeugten, die hier in erregtem Wegschwimmen (als ob das Tier erschrocken wäre) oder im Aufrichten der Rückenstacheln bestanden. Zum deutlichen Gelingen des Versuches war meist erforderlich, daß das Versuchstier nicht gerade während der Reizung Schwimmbewegungen ausführte.

Daß die Frösche nicht nur auf mechanische Hautreize (vgl. p. 352) reagieren, sondern über einen fein ausgebildeten Tastsinn verfügen, folgerte Goltz aus mehreren bei der Begattung zu beobachtenden Erscheinungen. Besonders die Tastempfindlichkeit der Daumenwarzen der Männchen spielt dabei eine Haupfrolle. Schon Spallanzani gab an, daß diese Warzen während der Begattungszeit empfindlicher sind als sonst; und Goltz sah, daß die Umarmung der Männchen ohne Warzen nicht so fest ist, wie gewöhnlich. Die Ansicht, daß die Daumenschwielen sich unter dem Einfluß der tätigen Hoden entwickeln und eine besonders hochentwickelte Tastempfindlichkeit erhalten, wurde neuerdings durch die Untersuchungen von M. Nussbaum und E. Steinach (vgl. oben p. 404) als richtig erwiesen.

Ueber die Physiologie des Tastsinnes der übrigen Wirbeltiere (außer dem Menschen) liegen bisher keine eingehenden Untersuchungen vor. Einige allgemeine Notizen fanden oben (p. 525) Erwähnung.

Die Seitenorgane der Fische und der Amphibien.

Die zuerst von Fr. Leydig (1850) an Fischen als besondere Hautsinnesorgane erkannten Seitenorgane wurden dann von F. E. Schulze (1861) auch bei Amphibien und ihren Larven festgestellt, solange sie im Wasser leben, während beim Uebergang zum Leben in der Luft meist im Zusammenhang mit der Meta-

morphose ihre Seitenorgane einer Rückbildung anheimfallen (Malbranc, 1875/76). Demnach erscheinen die Seitenorgane als ein den besonderen Bedingungen des Wasserlebens angepaßtes Sinnesorgan der Wirbeltiere.

Die sehr bald von verschiedenen Morphologen nachgewiesene Aehnlichkeit im Bau der Endorgane mit dem Labyrinth sowie die gleiche Endigung im Gehirn (Acusticuskern) für die Nerven beider Sinnesorgane führte zu der Annahme einer prinzipiellen Verwandtschaft ihrer Funktion. Aus rein morphologischen Gründen, Aehnlichkeiten in Bau und Entwickelung, haben sich einige Forscher sogar für eine Homologie der Gehör- und Seitenorgane ausgesprochen, indem sie die letzteren für die primitiveren Bildungen ansehen, von denen sich das Hörorgan als besonders spezialisierter Teil später abgetrennt habe (Hofer, 27).

Die ersten physiologischen Untersuchungen wurden von Bugnion (12) an den Seitenorganen von *Proteus* ausgeführt, der dieselben durch Alaun-, Soda-, Kochsalz- und Säurelösungen vergeblich zu erregen suchte, dagegen durch feine Stiche mit einer Nadel in die Kopfgegend schmerzhafte Reaktionen auslösen konnte, sobald er, wie er vermutete, einen Nervenhügel der Seitenorgane des Kopfes berührte. Stiche in die Rückengegend oder in die Flossen blieben unbeantwortet. Diese Reaktionen auf Einstiche würden jedoch nach B. Hofer (27) nicht durch die Nervenenden der Seitenorgane vermittelt, sondern durch die Endorgane der Schmerznerven.

P. de Sède (43) trug bei vorher geblendeten Barschen und Barben eine Strecke des Seitennervs ab und sah, daß die operierten Fische sich weniger gut orientierten und nicht so sicher künstlich hergestellte Hindernisse vermieden wie normale Tiere. Demnach wäre die Seitenlinie ein Sinnesorgan, durch welches sich der Fisch über die Zustände des umgebenden Mediums orientieren könne.

Durch Anwendung elektrophysiologischer Methoden glaubte Fuchs (19) besser zum Ziele zu gelangen. An zuvor enthaupteten, des Hirns, Rückenmarks und des Herzens beraubten Fischen (*Torpedo ocellata* und anderen Arten) präparierte er den die lateralen Ampullen und Savischen Bläschen versorgenden Trigeminusast auf 2—3 cm frei, legte seinen Längs- und Querschnitt an zwei Elektroden, welche mit dem Galvanometer in Verbindung standen, und reizte nun die Haut über den entsprechenden Ampullen und Savischen Bläschen durch ganz leisem Druck mit dem Finger. In der Mehrzahl der Fälle und zwar nur bei Applikation von schwachen Druckreizen mit dem Finger oder einem Elfenbeinstäbchen war eine geringe negative Stromschwankung zu beobachten, welche ausblieb, wenn andere Hautstellen berührt wurden, oder wenn thermische Reize (durch Auflegen von mit warmem Meerwasser getränktem Fließpapier) oder chemische Agentien (durch Aufträufeln von Salz- oder Schwefelsäure) zur Anwendung kamen. Die direkte mechanische Reizung der bloßgelegten Endorgane war hingegen erfolglos, ebenso wie die Reizung der Endorgane durch Einblasen von Luft in die Ampullen oder die Kanäle, oder durch Verstärkung des Druckes der Wassersäule in einem in den Kanal eingebundenen Glasrohr.

Die erwähnte negative Schwankung nach leisem Fingerdruck auf die Haut über den Endorganen wurde ferner nur an denjenigen Nerven beobachtet, welche die Savischen Bläschen, sowie die Sinneshügel in den Kopfkanälen versorgen, während in den zu den Lorenzinischen Ampullen ziehenden Nervenstämmen die Reaktion auf gleiche Reize ausblieb.

Aus diesen Versuchsergebnissen folgerte FUCHS, daß wir es in den SAVIschen Bläschen und in dem Seitenkanalsysteme mit Organen zu tun haben, welche zunächst Druckänderungen zu perzipieren imstande sind. Durch die Empfindungen, welche diese Organe vermitteln, wird das Tier über die Größe des hydrostatischen Druckes, unter dem es steht, bzw. über Aenderungen desselben unterrichtet.

Gegen die Richtigkeit dieser Annahme von FUCHS läßt sich jedoch einiges einwenden. Zunächst steht die Voraussetzung, daß ein Sinnesnerv nur durch seinen adäquaten Reiz in Erregung versetzt werden könne, keineswegs so fest, daß sie unbedingt zum Ausgangspunkt von Experimenten der vorliegenden Art gemacht werden kann. Ferner sind die mit dem Finger (oder einem anderen festen Körper) verursachten Druckänderungen an einer umschriebenen Körperstelle gar nicht dem auf den ganzen Körper eines Fisches von allen Seiten einwirkenden Wasserdruck gleichzustellen (HOFER, 27). Wegen der physikalischen Eigenschaft der Flüssigkeiten (zu denen wohl auch die kein Gas enthaltenden tierischen Gewebe gehören), bei allseitig einwirkendem Druck fast inkompressibel zu sein, vermögen die mit einer Schwimmblase versehenen Knochenfische nur mittels dieser auf die Aenderungen des hydrostatischen Druckes zu reagieren, während die Fische ohne Schwimmblase (und vielleicht sämtliche übrigen Meertiere, die kein entsprechendes mit Gas gefülltes Sinnesorgan besitzen) diese Reizart wohl nicht zu empfinden vermögen (BAGLIONI, 2a).

Später beobachtete BONNIER (11), daß Goldfische, denen er die Sinneshügel in der Seitenlinie mit dem Elektrokauter zerstört hatte, die Fähigkeit verloren, sich im Wasser zu orientieren, wenn dasselbe durch Einwerfen von festen Körpern in Unruhe versetzt wurde. Deshalb schreibt er der Seitenlinie außer anderen Funktionen die Fähigkeit zu, die Fische gegen Zentren, von denen eine Bewegung im Wasser ausgeht, zu orientieren.

An *Galeus canis*, *Batrachus tau* und *Stromateus triacanthus* stellte FR. S. LEE (30) Experimente an, deren Ergebnisse ihn zu dem Schlusse führten, daß die Seitenorgane ähnlich wie das Gehörorgan zur Vermittlung der Gleichgewichtslage dienen. Die Besprechung der Versuche von LEE gehört daher in den dem „statischen Sinn“ der Tiere gewidmeten Abschnitt des vorliegenden Handbuches.

Die Annahme von LEE war jedoch nicht einwandfrei. Schon die darauffolgenden eingehenden Untersuchungen von G. H. PARKER (37) standen in Widerspruch zu ihr. Dieser Forscher erstreckte seine Versuche auf eine größere Zahl von amerikanischen Fischen (*Mustelus canis*, *Raja erinacea*, *Fundulus majalis*, *Stenotomus chrysops*, *Opsanus tau*, *Pseudopleuronectes americanus* und *Chylomycterus Schöpfi*). An *Fundulus heteroclitus* wurden die Hauptversuche angestellt, die darin bestanden, daß er sowohl normale, wie Fische mit durch Nervendurchschneidung ausgeschalteten Seitenorganen mit den verschiedensten Agentien (Licht, Wärme, Salzwasser, Futtermitteln, Sauerstoff, Kohlensäure, faulendem Wasser, Druck, Wasserströmungen, Gleichgewichtsstörungen und Schall) zu reizen suchte. Er fand, daß alle Fische, sowohl die normalen wie die operierten, ohne Unterschied auf die genannten Reize reagierten, nur gegen Wasserschwingungen von geringer Periodizität (etwa 6 pro Sekunde) zeigten die operierten ein abweichendes Verhalten.

Erzeugte er nämlich vermittels einer Stimmgabel im Wasser

Wellen von ca. 100 Schwingungen pro Sekunde, so reagierten hierauf normale wie operierte *Fundulus heteroclitus* mit Bewegungen der Brustflossen und erhöhter Atmung. (Nur nach Durchschneidung des N. acusticus sollen die Fische gegen derartige Schallwellen unempfindlich werden.) Wurde dagegen das Aquarium geräuschlos leise erschüttert, so daß in der Sekunde etwa 6 Stöße erfolgten, so verhielten sich die normalen verschieden von den operierten Fischen. Die ersteren flüchteten nach dem Boden und blieben hier so lange, als die Erschütterungen andauerten. Die operierten *Fundulus* zeigten den Fluchtreflex nur in einer beschränkten Weise. Sie schwammen einige Zoll nach der Tiefe zu, wenn sie vorher in den Bereich der an der Oberfläche des Wassers durch die Erschütterung des Aquariums hervorgerufenen leichten Wellen geraten waren. Anderenfalls dagegen, wenn sie sich z. B. in der Mitte des Aquariums aufgehalten hatten, verharrten sie in diesem Niveau, ohne nach der Tiefe zu wandern. *Stenotomus chrysops* und *Mustelus canis* reagierten in demselben Sinne, wenn auch in anderer Form.

Daraus zog Parker den Schluß, daß die Seitenorgane die Fähigkeit haben, leichte Erschütterungen des Wassers (etwa 6 pro Sekunde) wahrzunehmen, welche daher ihren adäquaten Reiz darstellen würden. Auf natürlichem Wege müßten nach Parker derartige Erschütterungen im Wasser entstehen, wenn der Wind die Oberfläche zu Wellen aufwirft, oder wenn feste Körper, z. B. Steine, ins Wasser fallen. In der Tat reagierten, wie Parker weiter berichtet, seine *Fundulus*, wenn er durch Blasen starke Wellen im Aquarium hervorrief, gerade so, als wenn er das Aquarium heftig erschüttert hatte. Geräuschloses Einwerfen von Steinen ins Aquarium hatte bei normalen Tieren die Folge, daß sie vom Zentrum der hierdurch entstandenen Erschütterung sprungweise wegflüchteten, was Fische ohne Seitenorgannerven nicht taten.

Auf Grund seiner Versuche kommt Parker schließlich zu der Ansicht, daß die Haut, die Seitenorgane und der Gehörapparat eine zusammengehörige Gruppe von Sinnesorganen darstellen. Die ursprünglichste Form wären die Tastorgane der Haut, von denen sich die Seitenorgane abgeleitet hätten, welchen wieder die Gehörorgane ihre Entstehung verdankten (vgl. den Eingang dieses Abschnittes, p. 532).

Auch die Lehre von Parker blieb jedoch nicht unwidersprochen. B. Hofer (27), dem wir eingehende Untersuchungen über die Funktionen der Hautsinnesorgane (namentlich der Seitenorgane) der Fische verdanken, unterzog die Experimente und die Schlußfolgerungen Parkers einer scharfen Kritik und zum Teil auch einer experimentellen Nachprüfung. So fand er, daß Karpfen (*Cyprinus carpio*), Koppen (*Cottus gobio*), Hechte (*Esox lucius*) auf leichte Erschütterungen des Aquariums prompt und ausnahmslos durch plötzliches Zusammenzucken reagierten, ganz gleich, ob bei ihnen die Seitenorgane außer Funktion gesetzt waren oder nicht. (Die gleiche Reaktion erfolgte übrigens auch bei labyrinthlosen Karpfen.) Wurde die Reflexerregbarkeit der Fische durch schwache Strychninvergiftung erhöht, so genügte bereits ein leichtes einmaliges kaum hörbares Auftupfen mit dem Finger auf den massiven Tisch, der das fast 1 Zentner schwere Versuchsaquarium trug, um das schreckhafte Zusammenfahren der normalen wie der operierten Fische prompt auszulösen.

Daraus zieht Hofer den Schluß, „daß leichte Erschütterungen von geringer Periodizität von den allgemeinen Hautsinnesorganen aufgefaßt würden, jedenfalls nicht von den Seitenorganen“.

Den Unterschied zwischen seinen Versuchsergebnissen und denjenigen Parkers glaubt Hofer durch die Verschiedenheit der angewendeten Versuchsmethodik erklären zu dürfen. Hofer durchschnitt quer den N. lateralis (unmittelbar vor oder hinter dem Brustgürtel), verzichtete aber im Gegensatz zu Parker auf die Durchschneidung der afferenten Kopfnerven, die zugleich die sämtlichen Hautsinnesorgane des Kopfes außer Funktion setzt, und glühte statt dessen die Seitenorgane des Kopfes mit dem Thermokauter aus.

Es wären also nach Hofer die Organe des Tastsinnes, die nach ihm bei den Fischen nur am Kopf und zwar in der Mundschleimhaut (siehe jedoch oben p. 531) vorkommen, welche die schwachen Erschütterungen des umgebenden Wassers aufnehmen.

Zur Ergründung der Funktion der Seitenorgane stellte B. Hofer Versuche an verschiedenen Fischen, wie Karpfen (*Cyprinus carpio*), Forellen (*Trutta fario*), Koppen (*Cottus gobio*), Aiteln (*Squalius cephalus*) und Hechten (*Esox lucius*) an. Der Hecht blieb dabei das Hauptversuchsobjekt wegen seiner ruhigen Haltung, und weil er schon auf geringfügige Reizungen in sehr auffallender und stets gleichbleibender Weise antwortet. Dieser Raubfisch steht (natürlich, wenn er nicht beunruhigt wird) auch in Gefangenschaft stundenlang fast unbeweglich mit niedergelegten Rücken-, After- und Schwanzflossen auf einer Stelle, indem er im Wasser schwebt oder mit seinen paarigen Brust- und Bauchflossen am Grunde aufliegt. Wird er aber irgendwie schwach gereizt, z. B. durch leichtes Einwerfen eines kleinen Steines in das Aquarium oder durch ganz leises Erschüttern des Bodens, oder durch Hinweghuschen eines Schattens über sein Auge usw., so reagiert der Hecht, indem er etwa 5—6 Strahlen am hinteren und unteren Rand seiner Rückenflossen leicht spreizt und nach einer oder der anderen Seite ein wenig abbiegt. Ist der Reiz schwach genug geblieben, so bleibt diese „Reaktionsstellung“ der Rückenflosse der einzig auftretende Reflex, der meist nur eine Minute oder wenig länger andauert, bis wieder Beruhigung eingetreten und die Rückenflosse in ihre alte Lage zurückgebracht ist. Ist der Reiz ein stärkerer, so führt der untere Rückenflossenlappen eine Anzahl leichter Schläge aus; hält der Reiz an oder wird er noch mehr verstärkt, so wird gewöhnlich nicht nur die ganze Rückenflosse, sondern auch die Afterflosse aufgerichtet, desgleichen wird die Schwanzflosse gespreizt, Brust- und Bauchflossen geraten in Bewegung, kurz der Fisch macht sich zum Schwimmen bereit und verläßt oft auch je nach der Stärke des Reizes mehr oder minder schnell und weit seinen Platz.

Zur Ausschaltung der Seitenorgane schnitt B. Hofer einerseits den N. lateralis vor dem Brustgürtel am oberen und hinteren Ende der Kiemenhöhle durch, wo er unmittelbar unter der Haut liegt, und kauterisierte andererseits die Endorgane des Kopfes, wo sie am Grunde von Kanälen liegen, deren Verlauf durch die mit bloßem Auge deutlich sichtbaren Kopfporen genau bezeichnet ist. Ferner wurde auch der Gesichtssinn durch leichte oberflächliche Verbrennung der Cornea zum Teil außer Funktion gesetzt.

Die dabei erzielten Ergebnisse und die aus ihnen abgeleiteten Schlüsse faßt Hofer folgendermaßen zusammen:

„1) Der adäquate Reiz auf die Seitenorgane der Fische wird durch strömende Bewegungen des Wassers gegen den Fischkörper ausgelöst. Zum experimentellen Nachweis der entsprechenden Reaktionen des Fisches dürfen nur so schwache Ströme zur Anwendung kommen, daß dadurch das Labyrinth nicht mit in Erregung versetzt wird.

2) Die Seitenorgane sind ihrem Bau und ihrer Anordnung nach imstande, die Fische über die Stärke und die Richtung von adäquaten Wasserströmen zu unterrichten. Hierdurch wird die geographische Verbreitung der Fischfauna im stehenden und fließenden Wasser mitreguliert, sowie der Rheotropismus der Fische ermöglicht. Die propagatorischen Beschleunigungen (Schwimmen) stehen unter der Kontrolle des Labyrinths.

3) Die Seitenorgane werden nicht durch Berührung mit festen Körpern in Erregung versetzt, sie gehören nicht in die Kategorie der Tastorgane. Feste Körper werden dagegen bei der Annäherung der Fische mittels reflektierter Ströme durch die Seitenorgane von fern gefühlt.

4) Die Seitenorgane lösen keine Reaktionen durch Steigerung oder Abnahme des hydrostatischen Druckes in der Tiefe oder Höhe des Wassers aus.

5) Die Seitenorgane werden nicht durch Erschütterungen des Wassers erregt, ob dieselben eine hohe (Töne) oder niedere Periodizität besitzen.

6) Die Seitenorgane werden nur durch konstante Druckreize, welche eine bestimmte Richtung einhalten, erregt.

7) Wahrscheinlich erfolgt die Erregung der Seitenorgane durch Verbiegung der Endstiftchen auf den Sinneszellen infolge des durch den Wasserdruck in der Kanalrichtung gegen die Endstiftchen vorgeschobenen Schleims der Kanäle.“

Die Hauptversuche, aus deren Ergebnissen Hofer vorstehende Schlüsse ableitete, wurden, wie folgt, ausgeführt:

Die Versuchsfische wurden in einen großen runden Holzbottig von ca. 1 m Durchmesser eingesetzt, in welchem das Wasser etwa 40 cm hoch stand. In dem ruhenden Wasser wurde nun ein leichter Strom dadurch hervorgerufen, daß von der Wasserleitung aus vermittels eines Gummischlauches, an dessen Ende eine rechtwinklig angebogene Glasröhre von 4—5 mm lichter Weite eingesetzt war, ein Wasserstrahl ausströmte, dessen Stärke durch eine Klemmschraube reguliert wurde. Der Strahl wurde so schwach gewählt, daß er bei weitem nicht imstande war, die meist ca. 40—50 cm langen Versuchsfische aus ihrer Lage zu bringen. Wird nun ein derartiger Wasserstrahl senkrecht auf die Längsseite des ruhig dasitzenden Tieres gerichtet, in einer Entfernung von 20—25 cm vom Fisch, so reagiert das Tier darauf, indem es die vorher niedergelegte Rückenflosse aufrichtet (Reaktionsstellung), ein Zeichen, daß der normale Hecht den auf seinen Körper gerichteten Strom gemerkt haben muß. Hält der Strom an, so erfolgen nach kurzer Zeit Bewegungen der ganzen Rückenflosse, sowie der übrigen Flossen, und der Fisch verläßt seinen Platz. Hört dagegen der Stromreiz nach einigen Sekunden auf, so beruhigt sich der Fisch sehr bald und legt auch die Rückenflosse in die Ruhestellung zurück.

Operierte Hechte, denen also die Seitenorgane am Kopf kauterisiert, die Lateralnerven beiderseits durchschnitten und die Cornea getrübt worden waren, reagierten dagegen auf denselben Stromreiz in keiner Weise, sondern verharrten in völliger Ruhe, ob der Strahl am Körper oder am Kopf, ob er von der Seite, senkrecht oder schräg, von oben oder unten appliziert wurde. Die Reaktionsstellung der Rückenflosse trat nur dann ein, wenn der Strahl so sehr verstärkt wurde, daß er den Körper des Fisches ins Schwanken brachte und gewaltsam aus seiner Lage heraus-

drängte (Labyrinthreiz). Die von PARKER (siehe oben p. 533) bei seinen Versuchen angewendeten Ströme waren vielleicht eben stark genug, um die Lage seiner Versuchsfische im Raum zu verändern resp. die Cristae acusticae der Ampullen oder die Maculae des Otolithenapparates zu reizen, infolgedessen konnte er keinen Unterschied in dem Verhalten der normalen und der operierten Fische wahrnehmen.

Ferner suchte HOFER experimentell festzustellen, ob die Seitenorgane durch feste Körper oder durch ganz feine nur auf das Gebiet eines Sinneskörpers wirkende Ströme reagieren. Hierzu berührte er die Haut über einem Sinneshügel der Seitenlinie oder des Kopfes mit einem feinen Glasfaden und fand, daß in keinem Fall auf derartige Berührungen, wenn dieselben auch nahezu so stark waren, daß der Fisch fast aus seiner Lage verschoben wurde, irgendeine Reaktion von seiten der Versuchsfische eintrat. Auch gelang es ihm nicht durch kräftige feine Wasserstrahlen, welche nur ein oder zwei benachbarte Sinneshügel reizen konnten, Reaktionen auszulösen, auch dann nicht, wenn der Strahl so scharf ausspritzte, daß die Körperwand unter demselben dellenartig eingebuchtet wurde. Dagegen nahmen die Hechte sofort die Reaktionsstellung ihrer Rückenflosse ein, wenn der Wasserstrahl verbreitert wurde und gegen größere Flächen des Körpers gleichzeitig ausströmte.

II. Thermische Sinne.

Ueber die thermischen (Wärme- und Kälte-) Sinne besitzen wir nur vereinzelte Angaben, die sich meist darauf beschränken, daß alle Tiere besonders auf Wärmereize reagieren; sie wurden schon gelegentlich bei Besprechung der Physiologie des Nervensystems erwähnt. Hier sei noch folgendes hinzugefügt.

Bei den Insekten scheint nach FOREL (18) der Temperatursinn ebenso stark wie bei uns entwickelt zu sein. Besonders bei Ameisen läßt sich beobachten, daß sie den Wärmegrad der Umgebung gut unterscheiden, indem sie sich beim Aufziehen ihrer Larven und Puppen nach ihm richten. Die Ameisen räumen ihre Pfleglinge fortwährend, je nach den Tagesstunden oder den Jahreszeiten um und tragen sie, je nach der Temperatur, von den unteren nach den oberen Schichten ihres Haufens und umgekehrt. Beim ersten Frühlingssonnenschein transportieren sie die Puppen allesamt unter die oberste Decke des Nestes und bringen sie bei Anbruch der Nacht wieder nach unten in die Tiefe der Erde. Strahlt aber eine glühende Julisonne herab, so verfahren sie umgekehrt, und es wird über Mittag wenigstens alles nach unten getragen.

Nach B. HOFER (27) würden die Fische an der Kopfhaut Wärmepunkte besitzen, während ihnen Kältepunkte (ebenso wie Tastpunkte) fehlen.

III. Der Schmerzsinn.

Wie schon erwähnt (p. 4 und 522), bietet die experimentelle Erforschung dieses Sinnes bei den Tieren eine größere Schwierigkeit, als die der übrigen Sinne, weil es uns an einem spezifischen objektiven Merkmal für sein Vorhandensein fehlt. Wir können seine Existenz nur indirekt aus gewissen Reaktionsbewegungen erschließen. Doch wird die wissenschaftliche Gültigkeit einer derartigen Argumentation, die sich wesentlich auf eine Analogie mit subjektiven, nur an uns selbst beobachteten Vorgängen gründet, von einigen Forschern bestritten.

Im allgemeinen wird angenommen, daß der Schmerzsinn sich immer mehr und mehr entwickelt, je höher man in der tierischen

Stufenleiter bis zum Menschen emporsteigt. Die Cölenteraten, die Würmer, die Echinodermen, die Mollusken scheinen einen Schmerzsinn überhaupt nicht oder doch nur in einem sehr geringen Grad zu besitzen.

Die windenden Bewegungen eines heftig gereizten, etwa getretenen Regenwurmes sollen nach W. W. Normann (36) nicht als Ausdruck von Schmerzempfindungen zu deuten sein. Schnitt er einen Regenwurm (*Allobophora caliginosa*) in der Mitte durch, so zeigten nicht beide Hälften die windenden Bewegungen, sondern nur die hintere Hälfte. Die vordere Hälfte kroch weiter. Wurde nun diese vordere Hälfte durch einen neuen Schnitt wiederum halbiert, so traten auch hier am hinteren Stücke die windenden Bewegungen auf, während das vordere weiterkroch usw. Dasselbe galt auch für die hintere Hälfte. Also jedesmal zeigt das hintere Stück windende Bewegung bei der Durchschneidung, während das vordere Stück keine Reaktionen zeigt, die im Sinne einer Schmerzhypothese zu deuten wären. Wollte man annehmen, daß die windenden Bewegungen der Ausdruck von Schmerzempfindungen seien, so müßte man zu der seltsamen Schlußfolgerung gelangen, daß immer nur die hintere Hälfte eines ganzen Wurmes oder eines beliebig aus demselben geschnittenen Stückes mit Schmerzempfindung begabt sei, während das vordere Stück keine Schmerzempfindungen habe. Dagegen können nach Normann die Versuchsergebnisse befriedigend durch die Annahme erklärt werden, daß die durch den Schnittreiz ausgelöste Erregung sich in anderer Form nach rückwärts, als nach vorwärts ausbreitet. Bei der Ausbreitung nach rückwärts scheinen unregelmäßige Kontraktionen der Längsmuskulatur hervorgerufen zu werden, die die windenden Bewegungen zur Folge haben. Bei der Ausbreitung nach vorwärts scheint es nur zu geordneten Lokomotionsbewegungen zu kommen; vielleicht ist die Ringmuskulatur in erster Linie betroffen.

Auch bei den Insekten scheint nach Forel (18) der Schmerzsinn viel weniger entwickelt als bei den höheren Wirbeltieren.

Deutliche Zeichen von Unlust geben sie zwar mitunter, besonders wenn man ihre Antennen zwickt oder ihre Nervenendigungen mit ätzenden Stoffen reizt. Es gibt aber unbestrittene Beobachtungen, die für die Stumpfheit oder Abwesenheit jeglicher Schmerzempfindung nach Verwundungen sprechen. So kann man beobachten, daß eine Ameise, der eben erst Antennen und Abdomen abgeschnitten wurden, in Honig schwelgt; oder daß eine Hummel, der die Antennen oder gar der Vorderkopf gänzlich entfernt wurden, sofort wieder zu den Blumen zurückfliegt.

Von den Wirbeltieren scheinen die dem Menschen nächststehenden (wie z. B. der Hund) am meisten schmerzempfindlich zu sein, während die Pflanzenfresser, die Vögel und Amphibien nur Zeichen eines sehr stumpfen Schmerzsinnes darbieten (Ch. Richet, 42). Nach B. Hofer (27) besitzen die Fische Schmerzpunkte am Kopf und Körper, am letzteren jedoch weniger dicht als am Kopf.

IV. Die chemischen Sinne (Geruchssinn und Geschmackssinn).

A. Allgemeines.

Geruchssinn und Geschmackssinn stellen zwar zwei Sinnesmodalitäten dar, die jedoch auch beim Menschen enge

Beziehungen zueinander aufweisen. Die Erörterung derselben von einem gemeinsamen Standpunkt aus erscheint aus dem Grunde berechtigt, weil die adäquaten Reize für beide die chemischen Eigenschaften gewisser äußerer Objekte sind. Zudem kommt noch in Betracht, daß beide hauptsächlich im Dienste der Nahrungssuche und Nahrungsbeschaffung stehen.

Das Vorhandensein eines Geruchssinnes bei den luftatmenden Tieren wird gewöhnlich (den menschlichen Erfahrungen gemäß) von vornherein angenommen.

Die Frage nach dem Vorhandensein eines Geruchssinnes bei den Wassertieren wurde dagegen von einigen Autoren bestritten. Nagel (35) vor allem hat auf Grund einer zu engen Definition des Geruchs und auf Grund seiner hauptsächlich an Cölenteraten ausgeführten Untersuchungen dieses Vermögen den Wassertieren abgesprochen.

Dabei ging er von der Voraussetzung aus, daß Geruch und Geschmack als Teile eines chemischen Sinnes zu betrachten sind, „nur getrennt dadurch, daß beim einen der Träger der materiellen Reizursache die Luft, beim anderen das Wasser ist. So fällt damit die Möglichkeit des Riechens im Wasser weg, denn dann ist das Riechen an die Gegenwart von Luft gebunden.“ Diese Beweisführung ist jedoch nicht stichhaltig. Zunächst ist sie gewissermaßen eine petitio principii. Vor allem ist aber der dadurch aufgestellte Unterschied zwischen Schmecken und Riechen kein wesentlicher. Die mit der Luft zur Nasenschleimhaut gelangten Riechstoffe müssen sich zuerst in der die spezifischen Nervenenden umspülenden Lymphe auflösen, um auf die Nervenelemente ihre Wirkung auszuüben, ebenso wie es die Geschmackstoffe tun. Auch müßte man demnach allen wasserlebenden Larven und Jugendformen der Insekten oder der Amphibien den Geruchssinn absprechen, den sie dann in ihrem erwachsenen Zustand des Luftlebens auf einmal erlangen würden. In gleicher Weise hätte man z. B. auch kein Recht, bei Wassertieren von Atmen zu sprechen, weil für sie eben nicht die Luft, sondern das Wasser der Träger der Atmungsgase ist.

Maßgebende Merkmale für die Definition eines Sinnes sind eben nicht bloß in der Art und Natur der wirksamen Reize, sondern auch in der Art und Natur der Reaktionen (Reflexakte) des betreffenden Organismus zu suchen. Dann finden wir, daß verschiedene neuerdings daraufhin untersuchte Wassertiere (Echinodermen, Mollusken, Krebse, Fische) einen wahren Geruchssinn besitzen, der im Hungerzustande durch die Wirkung von chemischen Stoffen ihres gewöhnlichen Futters leicht zu erregen ist, daß sie also ein wahres Witterungsvermögen für ihre Nahrung besitzen. Es besteht also eine von dem Nahrungsmittel ausgehende Fernwirkung, offenbar vermittelt durch von ihm aus ins Wasser diffundierende chemische Stoffe, die die Tiere zu ausgiebigen Reflexbewegungen veranlassen, welche sicher ganz anderer Natur sind als die durch den Geschmack ausgelösten Reflexakte. Denn während sich die ersteren Reflexakte im Gebiete der Körpermuskeln abspielen und darauf abzielen, das Tier der Reizquelle zu nähern (ev. von ihr zu entfernen), spielen sich letztere im Gebiete des Verdauungsapparates ab, indem sie nicht bloß die betreffenden Muskeln, sondern auch die entsprechenden Drüsen zu zweckmäßiger Tätigkeit anregen. Einen ähnlichen Standpunkt in dieser Frage vertritt übrigens bezüglich der Fische auch C. J. Herrick (25), der von der bekannten Einteilung Sherringtons (vgl. d. Hdb. p. 4) in Extero- (Geruch) und Interorezeptoren (Geschmack) ausgeht.

Zur experimentellen Beantwortung der Frage, ob ein gegebenes Wassertier einen Geruchssinn besitzt oder nicht, muß man natürlich zunächst adäquate Reize anwenden (wie dies Forel, 18, auch für die Insekten verlangte) und keine solchen, die von vornherein für die betreffenden Tiere unadäquat erscheinen, wie z. B. die verschiedenen Riechstoffe, welche der Mensch wahrnimmt und die von mehreren

Forschern (auch von Nagel) bei ihren Versuchen verwendet wurden. Als adäquate Riechstoffe für alle Tiere gelten offenbar zunächst diejenigen, welche von ihrem natürlichen Futter oder von ihren Geschlechtsprodukten ausgehen. Die mittels dieser Stoffe angestellten Versuche liefern tatsächlich immer die besten Resultate, zumal wenn sich die Versuchstiere sonst unter günstigen Versuchsbedingungen (Wohlbefinden, „Stimmung", d. h. im gegebenen Falle Hungerzustande) befinden.

B. Cölenteraten.

Nach den bisher vorliegenden zahlreichen übereinstimmenden Untersuchungen würden die Cölenteraten keinen wahren Geruchssinn (Witterungsvermögen) besitzen, da sie auf fern stehendes Futter nicht reagieren. Erst wenn das Krebsfleisch auf ihre Tentakel direkt aufgelegt wird, antworten sie mit zweckmäßigen Bewegungen. (Vgl. oben besonders die Angaben von G. Wagner bei *Hydra*, p. 38, von W. Nagel und Jennings bei Actinien, p. 43 f., von R. M. Yerkes bei Medusen, p. 65f. und 73f.)

C. Würmer.

Die Würmer sollen eine feine chemische Erregbarkeit besitzen. Die chemisch reizbaren Sinneszellen sind nach R. Hesse (26) bei den Strudelwürmern über den ganzen Körper verteilt; aber an bestimmten Stellen des Vorderendes, namentlich in den Wimpergrübchen der Rhabdocölen und auf den sogenannten Oehrchen mancher Planarien, z. B. *Planaria gonocephala*, stehen sie in großer Zahl dicht beieinander. Die Wichtigkeit dieser Organe für die Futtersuche ergibt sich aus einem Versuche von Voigt. Er tötete einen Frosch und legte ihn mit geöffnetem Leib in das Wasser eines kleinen Baches, der von Planarien, insbesondere *Pl. gonocephala*, bevölkert war. Sofort kamen unter den stromabwärts benachbarten Steinen die lichtscheuen Würmer hervor; ihre Zahl nahm mehr und mehr zu, und bald bewegte sich ein ganzer Zug das Bachbett aufwärts, der Quelle der im Wasser gelösten Stoffe zu. Nach 10 Minuten ließ sich die Wirkung 5 Schritte weit verfolgen, nach 20 Minuten 6, nach 40 Min. 8, nach 80 Min. 12 Schritte abwärts; nach 4 Stunden war der Frosch von einem schwarzen Klumpen von Würmern erfüllt. Stromaufwärts von der Stelle, wo der Frosch lag, war keine Planarie auf dem freien Boden des Baches zu bemerken (R. Hesse, 26).

Die ähnlichen Versuchsergebnisse von Loeb und Biedermann an Anneliden haben wir schon p. 109f. erwähnt.

Hier seien noch die Resultate erwähnt, die Nagel (35) bei Versuchen über die Wirkung chemischer Stoffe auf die Haut verschiedener Würmer erhielt.

Die Hirudineen zeigten sich an der ganzen Körperoberfläche für chemische Reize sehr empfindlich, mit Steigerung der Sensibilität gegen den Kopf hin. Die ganze Haut reagiert auf leichte Reize, wie Chinin und Saccharin, energisch, und zwar durch lokale Kontraktion der Ring- und Längsmuskeln. Eine Verwertung des Schmeckvermögens der Haut durch das Tier würde jedoch dadurch nicht bewiesen.

Der Regenwurm ist noch empfindlicher und (wie auch aus dem Wasser herausgenommene Hirudineen) auch durch Gerüche reizbar. Die Empfindlichkeit ist am Vorder- wie am Hinterende bedeutend größer. Die Art der Reaktion ist ähnlich derjenigen der Hirudineen (und vieler anderen Anneliden), d. h. sie ist zunächst eine lokale, kann aber von Allgemeinreaktionen gefolgt sein.

Da die ganze Haut des Regenwurmes und der Egel auch für mechanische und thermische, die des Regenwurmes auch für Lichtreize empfindlich ist, so hielt NAGEL die Hautsinnesorgane dieser Würmer für „Wechselsinnesorgane“.

Bei *Ciona intestinalis* beobachtete NAGEL (35) vollkommene Unempfindlichkeit gegen mäßig starke chemische Reize sowohl an der ganzen Außenfläche, wie auch speziell an den Ein- und Ausfuhröffnungen des Verdauungs- und Atmungsapparates. Diesem Tiere und wahrscheinlich den meisten festsitzenden Ascidien fehlt somit nach NAGEL der chemische Sinn gänzlich.

D. Echinodermen.

Die Echinodermen besitzen ein feines Witterungsvermögen, wie aus älteren und neueren Beobachtungen übereinstimmend hervorgeht. So hatte schon PREYER an Schlangensternen das Witterungsvermögen festgestellt (siehe dieses Hdb. p. 172).

Nach v. UEXKÜLL (47), der an *Ophioglypha lacertosa* experimentierte, besitzen alle, sowohl die peripheren wie die zentralen Glieder des Armes eigene Rezeptionsorgane für die Nahrungswitterung; denn auch kurze Armstummel reagieren auf den Nahrungsreiz durch typische Bewegungen, die darin bestehen, daß sie Fleischstückchen durch Einrollen dem Munde zuführen. Wahrscheinlich liegen nach v. UEXKÜLL die Witterungsorgane in den Tentakeln. Durch sehr vorsichtiges Experimentieren mit ganz kleinen Fleischstückchen gelang es ihm nämlich, das für die Freßbewegungen typische Einrollen der Arme zu erhalten, wenn er die Tentakel berührte, die den mechanischen Reiz nicht weiterleiten, während die Berührung der anderen Anhänge des Armes mit den Fleischstückchen nur die typische Antwort auf mechanischen Reiz hervorrief. Der Vergleich mit anderen Schlangensternen stützt diese Vermutung. *Ophiothrix fragilis*, die eine sitzende Lebensweise führt und ihre Arme nur langsam bewegt, reagiert ganz anders auf Futterreiz. Die Armmuskulatur beteiligt sich gar nicht am Erfassen der Beute, sondern die bei ihr besonders ausgebildeten Tentakel schieben sich gegenseitig die kleinen Nahrungsbrocken zu, die im Zickzack von den Armspitzen zum Mittelkörper wandern.

Deutliche Zeichen eines Geruchssinnes für Fischfleisch konnte schließlich BAGLIONI (4) an *Ophioderma* beobachten.

W. NAGEL (35) fand die Holothurien gegen (fremde) chemische Reize sehr unempfindlich und bemerkte keinerlei Zeichen von Geschmackssinn. Dagegen besitzen nach ihm die Seesterne ein ausgeprägtes Schmeckvermögen, welches in den Ambulacralfüßchen lokalisiert ist. Die Tastfüßchen waren empfindlicher als die Saugfüßchen, doch gaben auch letztere deutliche Zeichen von Schmeckvermögen. Die in ihnen sich vorfindenden Nervenendapparate wären Wechselsinnesorgane des chemischen und mechanischen Sinnes.

E. Mollusken.

Die Mollusken haben nach NAGEL (35) fast keine bestimmten konstanten Riech- und Schmecknerven, sondern aus den indifferenten Hautsinnesorganen heraus können sich an verschiedenen geeigneten Stellen Riech- und Schmeckorgane bilden, welche daneben meist als Wechselsinnesorgane auch noch im Dienste anderer Sinne (vielleicht

sämtlicher vier Primitivsinne) funktionieren können. Die chemische Sinnestätigkeit ist jedoch in allen von Nagel untersuchten Fällen auf bestimmte Gegenden lokalisiert, welche aber in den wenigsten Fällen scharf abgrenzbare und morphologisch wohl charakterisierte Sinnesorgane darstellen dürften.

Die Wasserschnecken haben keine Riechorgane; das sogenannte Lacaze-Duthierssche Organ an der Atemöffnung, sowie dessen Homologon bei Lamellibranchiaten, Heteropoden und anderen Mollusken (Spengelsches Organ) hat mit dem Riechen, überhaupt mit den chemischen Sinnen, nichts zu tun.

Bei Meeresschnecken ist häufig die Empfindlichkeit gegen ganz schwache chemische Reize in einem gewissen geringen Grade über die ganze Haut verbreitet; die eigentlichen chemischen Sinnesorgane heben sich dann nur durch gesteigerte Empfindlichkeit und namentlich eine raschere energische Art des Reagierens hervor. Süßwasserschnecken haben eine gegen die gleichen Reize viel unempfindlichere Haut, die chemische Reizbarkeit ist daher bei ihnen schärfer lokalisiert, als bei Meeresschnecken. Am empfindlichsten sind fast stets die Fühler (wo 4 vorhanden sind, beide Paare), die Umgebung des Mundes, die Mundlappen oder Lippen. Auch die Kiemen pflegen etwas gesteigerte Empfindlichkeit zu besitzen. Die Feinheit des chemischen Sinnes ist in manchen Fällen eine hochgradige.

Als Riechorgane der Landschnecken betrachtete Nagel beide Fühlerpaare, und zwar vorzugsweise deren Endanschwellungen. Ein deutliches Riechvermögen besitzt aber auch die Vorderfläche des Kopfes, besonders die Mundgegend. Eben diese Stelle (mit Einschluß der Mundhöhle) ist auch zugleich Sitz des Schmeckvermögens.

Carinaria mediterranea besitzt Schmeckorgane im oder am Munde, sie fehlen dagegen am übrigen Körper.

Von den Lamellibranchiaten zeigen die lebhaft sich bewegenden Arten eine verbreitete und hochgradige Empfindlichkeit für die schwächsten chemischen Reize, so daß man von Schmeckvermögen der betreffenden Teile (Siphonen, Mantelrand, Fuß) sprechen könnte. Vielleicht ist die chemische Reizbarkeit eine unwesentliche Eigenschaft der betreffenden Teile, welche zugleich für mechanische und Lichtreize sehr empfindlich sind. Eigentliche lokalisierte Schmeckorgane scheint es bei den meisten Muscheln nicht zu geben. Nur bei einzelnen Muscheln, deren Mantelrand und Sipho von derber Beschaffenheit ist, beschränkt sich die Empfindlichkeit vorzugsweise auf die äußeren Siphomündungen, vielleicht auf die hier befindlichen innervierten Papillen.

Daß die Cephalopoden das Vermögen haben, entfernte unbewegliche Nahrungsmittel auf Grund von Reizwirkungen, die von dem Gegenstand sehr wahrscheinlich in Form von chemischen, im Wasser löslichen und diffundierenden Stoffen ausgehen, zu spüren und zu erkennen, und durch diese unter gewissen Umständen zu umfangreichen Bewegungen — den Such- und Fangbewegungen — veranlaßt werden, ist durch die von Baglioni (2, 4) am blinden *Octopus* angestellten und oben (p. 219) erwähnten Versuche erwiesen. Der *Octopus* wurde von Fischfleisch auf eine Entfernung von 50 cm erregt, auf welche Entfernung ein normales Tier den toten Fisch nicht sieht, und selbst wenn er ihn sehen könnte, doch nicht zu Fangbewegungen veranlaßt würde, weil der Fisch bewegungslos ist.

In welchem Teil des Körpers der Cephalopoden das Riechorgan lokalisiert ist, wissen wir noch nicht. Einige Zoologen glauben, dasselbe in zwei Grübchen oberhalb der Augen suchen zu dürfen.

F. Arthropoden.

a) Crustaceen.

Schon BETHE (vgl. oben p. 260) hat an *Carcinus* nachgewiesen, daß diese Tiere im Gegensatz zu NAGELS Angaben ihre Nahrung wittern.

F. DOFLEIN (16) hat an normalen Garnelen (vgl. dieses Hdb. p. 267 f.) die Beobachtung gemacht, daß sie imstande sind, Nahrung aufzufinden, auch wenn sie dieselbe beim Einbringen ins Aquarium nicht mit den Augen wahrgenommen haben. Diese Versuche wurden ergänzt durch solche an Tieren, welche der Antennenfäden oder der Augen beraubt worden waren.

„Im allgemeinen nimmt man an, daß die decapoden Krebse ihr hauptsächliches Chemorezeptionsorgan an der inneren Antenne besitzen. Speziell bei vielen Garnelen erkennt man an dem kurzen Geißelfaden der inneren Antenne (vgl. Fig. 33 *F2c*, p. 261) feine hohle Härchen, welche mit Sinneszellen in Verbindung stehen; man hat allen Grund, anzunehmen, daß diese Geruchshaare der Chemorezeption dienen. Darauf weisen vor allen Dingen die Versuche von NAGEL und BETHE hin. Außerdem glaubt man aber auch das Vorhandensein von Chemorezeptionsorganen an den Mundwerkzeugen annehmen zu müssen. Für letztere Annahme fehlt die morphologische Grundlage. Es sind solche Organe bisher bei keiner Form gefunden worden."

Nach Abtragung des Fadens der äußeren Antenne verhielten sich die Tiere genau so, wie normale Exemplare. Die Tiere, denen die Fäden der inneren Antenne sämtlich weggeschnitten waren und die darauf 3 Tage gehungert hatten, zeigten stets eine auffallende Unsicherheit beim Aufsuchen des Fleischstückes und fanden die Nahrung viel langsamer als Exemplare, die im Besitz der Fäden der inneren Antennen waren, einerlei ob letztere sonst vollkommen normal, oder der Augen und der übrigen Antennen beraubt waren. Daraus geht also hervor, daß das chemorezeptorische Organ, durch welches die Garnelen beim Auffinden der Nahrung geleitet werden, tatsächlich seinen Sitz an der sogenannten Geruchsantenne haben muß.

Doch müssen nach DOFLEIN auch andere Körperteile chemorezeptorische Organe besitzen, die den Tieren gestatten, die chemische Beschaffenheit ihrer Umgebung zu untersuchen. So waren Tiere, denen die Geruchsantennen fehlten, immerhin noch imstande, die Nahrung überhaupt zu finden. Auch unterschieden sie die Nahrung von irgendwelchen, für sie nicht geeigneten Stoffen. Und zwar erfolgte die Annahme der Nahrung nach Berührung mit den Geißeln der Antennen, mit den Thorakalbeinen oder mit den Mundgliedmaßen. Einige der Versuche scheinen darauf hinzudeuten, daß der Geißelfaden der äußeren Antenne chemorezeptorische Funktionen besitzt. Tiere mit diesen Antennenfäden fanden die Nahrung immer viel leichter als solche, die derselben beraubt waren. Tiere, denen sämtliche Antennenfäden beider Antennen abgeschnitten waren, benahmen sich sehr auffallend, indem sie ganz außerordentlich unruhig und reizbar sind, ferner überhaupt eine geringe Neigung zum Fressen zeigen; doch sind sie immerhin noch imstande, ihre Nahrung zu finden.

Daß die Tiere beim Erkennen der Nahrung hauptsächlich durch Tastempfindungen geleitet würden, scheint Doflein aus folgendem Grunde nicht wahrscheinlich. Er fütterte die Garnelen mit Fischfleisch, das er mit Indigkarmin blau gefärbt hatte. Dieses Fleisch wurde in den ersten Tagen ohne weiteres genommen; nach einiger Zeit fraßen die Tiere aber solches Fleisch nicht mehr, selbst wenn sie hungrig waren. „Und zwar war dies nicht nur bei solchen Exemplaren der Fall, welche vollkommen intakt waren, sondern auch bei den verschiedenen operierten Tieren. Exemplare, welche Stücke gewöhnlichen Fleisches nach Berührung mit den äußeren Antennen oder mit den Beinen ohne weiteres nahmen, ließen die gefärbten Fleischstücke nach solchen Berührungen ohne weiteres liegen. Es ist also höchst unwahrscheinlich, daß es nur die Konsistenz der Nahrung ist, welche durch Tastorgane wahrgenommen wird, sondern es erscheint eine Chemorezeption wahrscheinlich."

b) Insekten.

1. Geruchssinn.

Der Geruchssinn der Insekten hat seine Organe in den Fühlern (Antennen), meistens an deren Keule bzw. in deren Porenplatten und Geruchskolben. Durch seine äußere Lage an der Fühlerspitze besitzt er, wenigstens bei Insekten mit beweglichen Fühlern, zwei Eigenschaften, die dem Wirbeltier und besonders dem Menschen abgehen: 1) die Fähigkeit, beim direkten Kontakt die chemischen Eigenschaften eines Körpers zu erkennen (Kontaktgeruch); 2) die Fähigkeit, den Raum und die Form der eigenen Spur mittels des Geruchs zu erkennen und zu unterscheiden (topochemischer Geruch; Forel, 18).

Durch histologische Untersuchungen wurde tatsächlich von Forel und anderen Forschern (K. Kraepelin, 28; W. Bugnion, 13) an den Antennen der Insekten eine große Anzahl von verschiedenen eigentümlichen Nervenenden (Tasthaare, Riechkolben, Porenplatten, Champagnerpropforgane, Flaschenorgane) festgestellt, von denen die Riechkolben und die Porenplatten zweifellos Riechorgane darstellen. Sie stehen mit großen Ganglienzellen, die ihnen ihre peripheren Fortsätze zusenden, in unmittelbarer Verbindung. Nur ein äußerst dünnes Chitinhäutchen trennt sie von der Luft.

Daß die Insekten einen überaus feinen Geruchssinn besitzen, beweist die von verschiedenen Forschern seit alters her gemachte und immer wieder bestätigte Beobachtung, daß die Männchen den von dem Körper des Weibchens ausgehenden Geruch aus großer, mitunter kilometerweiter Entfernung zu wittern vermögen.

So sah Forel (18), der mitten in der Stadt Lausanne eine Anzahl Puppen von *Saturnia carpini* gezüchtet hatte, daß nach dem Ausschlüpfen der Weibchen ein Schwarm von Männchen (die in den Wäldern oder doch auf dem Lande leben) sich an dem geschlossenen Fenster anhäufte und versuchte, in das Zimmer einzudringen.

Dasselbe gilt für die Nahrungswitterung. Der Geruchssinn soll ferner auch namentlich bei den sozialen Hymenopteren (Ameisen, Bienen) dazu dienen, die Feinde von den Freunden, das eigene Nest, ihre Larven usw. zu erkennen. Nicht alle Forscher sind dagegen darüber einig, ob in den Antennen der Sitz des Geruchsendorganes zu suchen ist. Wolff (52) und Graber (21) glaubten es in den Nervenendigungen des Gaumens (Pharynxrücken) entdeckt zu haben;

andere Forscher verlegten es in die Stigmen, andere hielten die Taster für Geruchsorgane. Allen den Annahmen fehlte jedoch der experimentelle Beweis. Heute nehmen fast alle Forscher an, daß der Geruch der Insekten in den Antennen (ebenso wie bei Krebsen) sein Endorgan besitzt.

Zur Demonstration der Annahme, daß in den Antennen der Geruchssinn seinen Sitz hat, führen wir folgende Experimente Forels an:

1) „Ich vereinigte in einer Schüssel Ameisen von gänzlich verschiedenen Arten, ja selbst Familien (*Camponotus ligniperdus*, *Tapinoma erraticum*, verschiedene Arten *Lasius* und *Formica*), nachdem ich bei sämtlichen Tieren beide Antennen entfernt hatte. Sie vermischten sich gründlich und ohne Unterschied zu machen; ich sah wie die *Lasius* einige *Formica* und *Camponotus* beleckten, ja ich beobachtete, wie sich ein Arbeiter von *Lasius fuliginosus* und ein Arbeiter von *Camponotus ligniperdus* gegenseitig von Mund zu Mund fütterten. Diese Ameisen bemerkten die Anwesenheit von Honig nur, wenn ihr Mund zufällig damit in Berührung kam. Sie begannen dann ihn zu lecken, aber in ziemlich ungeschickter Weise und nie, ohne dabei ihre Vorderfüße (mit denen sie in Abwesenheit der Antennen zu tasten suchten) zu beschmieren.... Wenn sie sich begegneten, betasteten sie sich mit ihren Tastern und Vorderfüßen und endeten oft, wie wir schon sahen, damit, sich für Freunde zu halten, obwohl sie vor der Operation grimmige Feinde waren. Allerdings sah ich auch bei mehreren Gelegenheiten gewisse ausgesprochene Zeichen des Mißtrauens, z. B. ein plötzliches Zurückweichen unter Drohen mit den Kiefern, aber etwas Ernsteres wurde nie daraus.

Ein andermal setzte ich einige Arbeiter von *F. fusca* aus demselben Nest, deren Antennen ich zuvor entfernt hatte, mit ihren Larven, ihren Kokons und etwas Erde in ein und dieselbe Schüssel. Sie machten nicht den mindesten Versuch zu graben oder sich ihrer Larven anzunehmen, die infolgedessen auch bald zugrunde gingen."

Hier sieht man also, daß durch Entfernung der Antennen die genannten Ameisenarten die Fähigkeit einbüßen, sowohl ihre Feinde wie ihre Larven usw. zu erkennen. Ganz anders verhielten sich die Ameisen der Art *Myrmica ruginodis*, die Forel ebenfalls nach Abtragung der Antennen mit den anderen Ameisen vermengte, „Die *Myrmica* griffen alle Ameisen, die ihnen begegneten, an und bissen sie ....; sie bäumten ihr Abdomen und kämpften mit voller Wut. Aeußerst überrascht durch diesen unerwarteten Anblick, war ich dies nicht minder, als ich gleich darauf bemerkte, daß die *Myrmica ruginodis*, die ich doch soeben erst ihrem Nest entnommen, wo sie in süßester Harmonie gelebt hatten, plötzlich begannen, sich gegenseitig zu beißen, übereinander herzufallen und ebenso wütend wie mit den anderen unter sich zu kämpfen."

Der Verlust des Riechvermögens erzeugt also in diesen Ameisen kriegerische, in den anderen dagegen freundschaftliche Stimmungen. Vielleicht hängt nach Forel der Unterschied mit den überhaupt kriegerischen Neigungen der Myrmiciden, wahrscheinlicher jedoch mit einer ihnen eigentümlichen, aber noch unbekannten Eigenschaft zusammen.

2) „Drei Wespen (*Polistes gallicus*), die vorher etwas gefastet hatten, werden zur Untersuchung benutzt. Die eine wird intakt gelassen, der anderen werden beide Fühlhörner (Antennen) an der Wurzel

abgetrennt, der dritten wird der Vorderkopf bis zu den Netzaugen abgeschnitten und dazu noch der Rest des Pharynx ausgezogen und abgetragen. Nach einer kurzen Ruhezeit nimmt man eine Stecknadel, deren Kopf vorher in Honig getaucht worden ist, und nähert dieselbe den jetzt ruhigen Wespen. Eine Annäherung bis zu 1 cm ist nötig, um die Aufmerksamkeit der normalen Wespe zu erwecken. Sowie sie aber Notiz von dem Honig genommen hat, dirigiert sie ihre beiden Fühler mit rasch abwechselnden Bewegungen auf die Stecknadel. Wird nun dieselbe langsam und nicht zu weit entfernt, bevor sie berührt worden ist, so wird sie von der Wespe verfolgt; ist sie erreicht, so fängt die Wespe an zu fressen. Ganz genau dasselbe wird beobachtet, wenn man die Nadel einer Wespe mit abgeschnittenem Vorderkopf nähert.... Ganz anders ist das Verhalten der dritten Wespe ohne Fühler. Sie bleibt auch bei der größtmöglichen Annäherung der Nadel regungslos, sie merkt absolut nichts vom Honig. Erst wenn derselbe in direkte Berührung mit ihrem Mund gebracht wird, fängt sie an zu fressen. Entfernt man die Nadel auch nur ein wenig, so kann sie dieselbe nicht mehr verfolgen. Wird nur ein Fühler abgetragen, so riecht die Wespe fast noch so gut, als wenn beide da sind. Noch besser, d. h. in noch größerer Entfernung, konnte ein *Sphex* den Honig riechen. Mit den Bienen hingegen läßt sich wegen allzu stumpfen Geruchssinnes nichts Sicheres nachweisen.“

3) „Man bringt in ein Glaskästchen einen Tropfen Honig, den man dann mit einer kleinen Drahtnetzhaube bedeckt, so daß keine Biene aus Zufall direkt dahin gelangen kann, daß aber der Tropfen so nahe an der Drahthaube liegt, daß jede Biene mit Leichtigkeit ihren Rüssel durch die weiten Maschen derselben schieben und so den Honig erreichen kann. Setzt man dann in das Kästchen eine Anzahl Arbeitsbienen, die vorher etwas gefastet haben, so kann man sich von der überraschenden Tatsache überzeugen, daß keine einzige von ihnen irgend etwas von dem Honig merkt und daß alle ruhig neben und über dem Drahtnetz spazieren, ohne sich auch nur einen Augenblick aufzuhalten. Nimmt man die Drahthaube weg, so finden bald die Bienen zufällig den Honig und fressen begierig davon. Dieser Versuch bestätigt einfach die Ergebnisse, zu denen Lubbock (31) durch mannigfaches Experimentieren stets gekommen ist.... Nach Lubbocks Ergebnissen, die ich nur bestätigen kann, finden sich die Bienen fast ausschließlich mit ihrem Gesichtssinn zurecht“ (Forel, 18).

Die Annahme, daß die Bienen kein hervorragendes Riechvermögen besitzen, wird jedoch nicht von allen Forschern geteilt. So behaupten Wolff (52), F. Plateau (41), A. Bethe (8, 9) und v. Buttel-Reepen (14) auf Grund ihrer Versuchsergebnisse, daß auch die Bienen (wie die übrigen Insekten) von der Ferne wittern und verschiedene Gegenstände durch den Geruch zu unterscheiden vermögen. Nach v. Buttel-Reepen müssen die Bienen verschiedene Geruchsqualitäten besitzen, sonst könnten sie die wunderbaren und verwickelten Fähigkeiten ihres täglichen sozialen Lebens nicht vollbringen. So vermögen sie mindestens folgende Gerüche wahrzunehmen: einen individuellen Geruch, einen Familiengeruch, einen Brut- oder Futterbreigeruch, einen Drohnengeruch, einen Wachsgeruch, einen Honiggeruch, einen Nestgeruch.

4) Auch an anderen Insekten (Fliegen: *Sarcophaga vivipara*, *Calliphora vomitoria*, *Lucilia Caesar*; Käfern: *Silpha sinuata*, *reticulata thoracica*, *Creophilus maxillosus*, *Philontus*, *Aleochara*, *Necrophorus ve-*

spillo; Seidenraupe: *Bombyx mori* u. a.) konnte Forel den Nachweis erbringen, daß sie ihre Nahrung (bzw. ihr Weibchen, *Bombyx mori*) durch Witterung von der Ferne spüren und daß sie jegliches Riechvermögen mit der Abtragung beider Fühler verlieren.

Bei vielen Insekten (so etwa faßt Forel seine Ergebnisse zusammen), die sich im wesentlichen durch den Gesichtssinn leiten lassen, wie z. B. bei Libellen und Zikaden, sind sowohl die Fühler (Antennen) als auch der Geruchssinn rudimentär.

Der Geruchssinn hat seinen Sitz in den Antennen, und zwar besonders in den blättrigen oder anders geformten Anschwellungen dieser Organe, also in den Teilen, wo sich der Antennennerv verzweigt und wo er endigt.

Bei gewissen Insekten, so z. B. bei den meisten Dipteren (Fliegen), sind die Antennen steif und dienen wahrscheinlich völlig oder doch nahezu völlig der Geruchswahrnehmung im engsten Sinn.

Bei anderen Insekten sind sie beweglich und dienen diesen dazu, sowohl aus einer gewissen Entfernung zu riechen als auch das, was sie berühren, tastend zu prüfen (Kontaktgeruch).

Auch nach Nagel (35) zeigt der Geruchssinn der Insekten in den einzelnen Familien sehr wechselnde Ausbildung, fehlt aber (mit Ausnahme der echten Wasserinsekten) nie ganz. Er hat in den meisten Fällen seinen Sitz in den Fühlern, seltener in den Tastern, in letzterem Falle dann meistens zum Beriechen aus nächster Nähe („Riechtasten") dienend. Insekten, welche auf große Entfernung hin bestimmte Gerüche wahrzunehmen vermögen, tun dies stets mittels der Fühler. Riechvermögen der Fühler und der Taster kommt häufig nebeneinander vor.

Die Riech- und Schmeckorgane der Insekten sind weder morphologisch noch physiologisch scharf voneinander geschieden. Es gibt Organe, welche wechselsweise bald zum Riechen, bald zum Schmecken dienen.

Bei manchen Insekten ergibt das Experiment geringe Geruchsschärfe, während nach der Lebensweise des Tieres die Existenz eines feinen Riechvermögens auzunehmen ist. Die Ursache ist häufig die, daß das Riechvermögen des ruhig sitzenden Tieres stumpfer ist, als dasjenige des laufenden oder fliegenden Insektes, welch letzteres experimenteller Prüfung immer weniger leicht zu unterziehen ist, als das ruhig sitzende Tier.

Während des Fluges oder Laufes sind die Bedingungen für Kontakt der Riechorgane mit der riechstoffhaltigen Luft günstiger, als in der Ruhe. Dies ist besonders bei solchen Insekten zu erwarten, deren Riechorgane in Gruben der (aktiv nicht oder nur wenig beweglichen) Fühler liegen. In der Tat haben gerade diejenigen Tiere, bei welchen dies zutrifft (Lepidopteren, Musciden), in auffallender Weise im Fliegen feineren Geruchssinn als in der Ruhe. Häufig haben diese Tiere daneben in ausgeprägtem Maße das Vermögen des Riechtastens, welches mittels der Taster oder Rüssel erfolgt, und in der Ruhe ihnen wenigstens das Beriechen sehr naher Gegenstände gestattet.

Andere Insekten vermögen durch aktive Bewegung ihrer Riechorgane (Fühler) die günstigen Bedingungen für das Riechen herzustellen und hiermit die allen Insekten abgehende aktive Luftzufuhr zu den Riechorganen durch die Respirationsapparate zu ersetzen (Ichneumoniden, Pompiliden, Lamellicornier etc.). (Nagel.)

W. M. Barrows (6), der an einer kleinen Fliege (*Drosophila ampelophila*) experimentierte, welche von gärenden Früchten angezogen wird, kam zu ähnlichen Ergebnissen. Er fand, daß dieses Tier vom Amylalkohol, besonders aber vom Aethylalkohol, von der Essig- und Milchsäure und von dem Essigsäurester angelockt wird; und zwar findet es seine Nahrung nur durch den Geruchssinn, dessen peripheres Organ im dritten, d. h. in dem Endabschnitte der Antenne gelegen ist. Wird nach Abtragung der einen Antenne die andere durch den Futterriechstoff gereizt, so treten dann Kreisflugbewegungen des Tieres auf, die nach Barrows darauf hindeuten, daß die Fliege unter normalen Bedingungen ihren Flug durch die ungleiche Erregung ihrer Fühler orientiert.

Den **Spinnen** (*Meta*, *Tegenaria*, *Epeira*) scheint nach Nagel jegliches feineres Riechvermögen zu fehlen.

Die **Tausendfüße** besitzen Riechorgane an den Fühlern, welche denjenigen der Insekten ähnlich sind.

2. Geschmackssinn.

Forel (18) hält für Geschmacksorgane: a) die Nervenendigungen des Rüssels der Fliegen, die von Leydig (1849) beschrieben wurden, und welche homolog sind den b) Nervenendigungen der Kiefer und der Zungenbasis der Ameisen, die Meinert (1860) beschrieben hat, sowie den c) von Forel selbst beschriebenen Nervenendigungen der Zungenspitze bei Ameisen und dem d) Nervenendorgan des Gaumens oder Epipharynx, dessen Beschreibung wir Wolff (52) verdanken.

Daß die verschiedenen Insekten ihre Nahrungsmittel schmecken, geht aus mehreren Versuchsergebnissen hervor.

Forel fand an Ameisen, daß, wenn man Morphium oder Strychnin mit Honig vermischt, dies die Tiere mittels ihrer Antennen nicht sogleich bemerken. Der Geruch des Honigs zieht sie an und sie beginnen zu fressen. Kaum aber haben sie davon gekostet, so hören sie mit dem Fressen auf. Phosphor vermögen sie jedoch weder durch Geruch noch durch Geschmack zu erkennen, wenn er mit Honig vermengt wurde.

F. Will (50) hatte Wespen daran gewöhnt, von einem bestimmten Korbe Honig zu holen. Dann ersetzte er den Honig durch Alaun. Die Wespen kamen wie gewöhnlich, naschten, durch die Gewohnheit getäuscht, von dem Alaun, wandten sich aber unter heftigen Verkrümmungen sehr energisch wieder ab. Ferner täuschte er Bienen und Hummeln dadurch, daß er Honig in Blumen deponierte und diesem dann hinterher Chinin, Salz usw. zusetzte. Jedesmal begannen die Insekten damit, von dem Honig zu naschen, und jedesmal verließen sie die Blume, sobald sie den bitteren Geschmack verspürt hatten.

Alle Hymenopteren haben einen Widerwillen gegen Chinin, die meisten Insekten auch gegen Tabak. Trotzdem leben gewisse Brenthiden von Chinarinde und gewisse Anobien im Tabak. Nach Will sind die Larven in bezug auf Nahrungsstoffe schwieriger zu befriedigen als die ausgewachsenen Insekten.

Allen Insektenbiologen ist bekannt, wie gut Raupen die Pflanzen, die ihnen zusagen, zu erkennen wissen.

Will ist der Ansicht, daß bei den meisten Insekten die Grenzen der deutlichen Wahrnehmung sehr eng gezogen sind, daß jedoch innerhalb dieser Grenzen die Unterscheidungsfähigkeit eine äußerst feine ist.

Abtragung beider Antennen und der Taster vernichtet nicht das Geschmacksvermögen (WILL, PLATEAU, FOREL), was eben darauf hindeutet, daß die Geschmacksorgane in den Mundteilen gelegen sind.

Nach NAGEL (35) kann man jedoch unterscheiden zwischen inneren und äußeren Schmeckorganen, von denen die ersteren innerhalb, die letzteren außerhalb der Mundhöhle liegen; doch sind nicht bei allen Familien beide Formen aufzufinden. Bei den kauenden Insekten überwiegen die inneren, bei den saugenden die äußeren Geschmacksorgane, bei leckenden finden sich meist beide gut entwickelt.

G. Fische.

Aeltere und neuere Untersuchungen haben in unzweifelhafter Weise dargetan, daß die Fische einen feinen Geruchssinn in ihrer Nasenschleimhaut besitzen, der ihnen vortrefflich dazu dient, das Futter von fern zu wittern (und der vielleicht auch in ihrem Geschlechtsleben eine Hauptrolle spielt).

a) Knorpelfische.

J. v. UEXKÜLL (46) entfernte bei 2 Katzenhaien die Nasenschleimhaut und ließ sie zusammen mit 4 anderen normalen wochenlang hungern. Wurde dann Futter (z. B. tote Sardinen) in das Bassin geworfen, so reagierten die operierten Tiere nie, selbst dann nicht, wenn eine Sardine stundenlang vor ihrer Nase lag. Ganz anders die normalen Haie; in 3—5 Minuten waren sie ausnahmslos alle im eifrigen Suchen begriffen, mochte man nun eine Sardine offen ins Bassin geworfen oder eine *Eledone* in einen Sack gebunden ins Wasser gehängt haben. Nach 4—6-wöchentlichem Hunger genügte es, wenn UEXKÜLL im Bassin seine Hände wusch, nachdem er kurz vorher eine Sardine oder eine *Eledone* angefaßt hatte, um nach wenigen Minuten die still daliegenden Haie in die größte Aufregung zu versetzen. Mit Chinin geknetetes Sardinenfleisch wurde mit gleicher Sicherheit aufgespürt wie normale Sardinen und auch in das Maul genommen, aber dann wieder ausgespieen, bis das Chinin ganz ausgewaschen war. Dies beweist, daß auch bei diesen Tieren der Geruchssinn neben dem Geschmackssinn existiert. Andererseits wurde eingeworfenes Rindfleisch schlecht aufgespürt, weil eben dieses Futter ungern genommen wird.

Zu ähnlichen Ergebnissen gelangte neuerdings auch R. E. SHELDON (45), der an *Mustelus canis* experimentierte. Als Futter diente ein Krebs (*Cancer irroratus*), den der normale Fisch binnen 10—15 Minuten durch Witterung fand, wenn er ihm lebendig dargereicht wurde, dagegen binnen 2—5 Minuten, wenn er zerdrückt ins Wasser geworfen wurde.

In Meergras verstecktes Krebsfleisch wurde stets gespürt und gefressen. Mit Krebsfleischsaft getränkte ungenießbare Gegenstände (Gewebsstücke, Steine) wurden ebenfalls gespürt, aufgesucht und lange Zeit angebissen. Dies alles will also besagen, daß das Futter durch Diffusion von aus dem Krebsfleisch herrührenden chemischen löslichen Stoffen im Wasser von fern erkannt wird. Um die Rolle der Nervenendigungen in der Nase bei diesem Vorgange zu ermitteln, verstopfte SHELDON beide Nasenöffnungen mit Baumwolle. Solche Fische vermochten dann tatsächlich das Krebsfleisch nicht mehr zu finden, obwohl es ihnen unter den sonst günstigsten Bedingungen dargereicht

wurde. Die Verstopfung der einen Nasenöffnung verhinderte dagegen nicht die Auffindung des Futters.

b) Knochenfische.

An *Balistes capriscus* konnte Baglioni (2, 4) unzweideutige Ergebnisse erhalten, die als sichere Beweise eines feinen Geruchssinnes dienen können. Zur Ausschaltung des Gesichtssinnes, von dem die Knochenfische bei der Nahrungsaufnahme hauptsächlich geleitet werden, blendete er seine Versuchsfische durch Ausbrennen beider Augäpfel; eine Operation, die diese Fische längere Zeit (bis etwa 2 Monate) im guten Allgemeinzustande zu überleben vermögen. Ließ nun Baglioni (nach Ablauf der akuten Traumafolgen) das Versuchstier einen oder zwei Tage hindurch hungern, und brachte er dann langsam und vorsichtig (besonders jegliche Wasserwelle vermeidend, die auch für Fische als sehr kräftiger Reiz wirkt, siehe p. 531) ein Stück Futter (Fischfleisch), mittels Fadens an einen Glasstab gebunden, in einem Abstand von einigen (bis etwa 10) Zentimetern von seinem Kopf ins Wasser, so zeigte der blinde Fisch nach einer gewissen Latenzzeit deutliche Erregungszeichen, indem er zunächst den Platz verließ, wo er sich bisher ruhig aufhielt, und im Wasser neben dem Futter heftigere und heftigere kreisförmige Schwimmbewegungen vollführte. Dabei machte er sein Maul wiederholt auf und zu, als ob er etwas anzubeißen hätte. Schließlich gelang es ihm nach einiger Zeit, das Fleischstück zu finden, das er dann gierig aufzufressen begann.

G. H. Parker (38, 39) beschreibt an *Ameiurus nebulosus* (Siluridae) Reaktionen, die ebenfalls sicher durch Vermittlung des Geruchsapparates entstehen. Denn er sah, daß, wenn zwei sonst gleiche Säckchen, von denen das eine zerstückelte Regen- (Erd-)Würmer enthält und das andere leer ist, ins Bassin gelegt werden, vom Fische stets das erstere aufgesucht wird. Fische mit durchschnittenen Tractus olfactorii verlieren diese Eigenschaft. Auch an *Fundulus* erhielt Parker ähnliche Ergebnisse.

Nagel (35) sprach den Fischen und den Wasseramphibien jeglichen Geruchssinn ab. Die Haut der von ihm untersuchten Süßwasserfische entbehrt ebenfalls jeglichen Schmeckvermögens, ebenso die mancher Meerfische (*Uranoscopus*). Bei einigen Teleostiern aber (*Lophius*) und den Katzen- und Hundshaien fand er die Haut für chemische Reize selbst geringster Intensität (Vanillin, Chinin) hochgradig empfindlich, und zwar in ihrer ganzen Ausdehnung. (Ein Wahrnehmen des Geschmackes der Nahrung durch die Haut wird jedoch dadurch nicht nachgewiesen.)

Nach R. E. Sheldon (44) besitzt *Mustelus canis* tatsächlich in der Haut seines Körpers einen wahren chemischen Sinn, der durch besondere Nervenelemente, verschieden von denjenigen des Tastsinnes, vermittelt wird. Ein derartiger chemischer Sinn soll übrigens nach Sheldon nicht nur bei den Wirbellosen, sondern bei allen Wirbeltieren vom *Amphioxus* bis zum Menschen vorkommen.

Die untersuchten Stoffe waren Schmeckstoffe, durch deren Einwirkung die einfachen Geschmacksqualitäten (sauer, salzig, süß und bitter) an der menschlichen Zunge ausgelöst werden, nämlich Lösungen von Salz-, Salpeter- und Schwefelsäure als Säurereize, Lösungen von Natrium-, Ammonium- und Lithiumchlorid als Salzreize, Lösungen von Natriumhydroxyd als Alkalireiz, Lösungen von Rohrzucker, Dextrose, Saccharin und dessen Karbonat als Süßreize, Lösungen von

salzsaurem Chinin, Pikrinsäure, Ammonium- und Natriumpikrat als Bitterreize. Die Lösungen wurden meist mittels einer Pipette langsam, etwa 2 mm vor der Haut der Fische eingeträufelt. Die geprüften Hautgegenden (etwa 50), waren Maul, Nasenöffnungen, Spiracula, After, Penis, mehrere Stellen der Flossen, sowie der Rücken-, Seiten- und Bauchoberfläche des Tieres. Die dadurch ausgelösten Reaktionen des Fisches wechselten je nach den gereizten Körperteilen. Reizung des Maules oder der Spiracula erzeugte eine oder mehrere heftige Atembewegungen, indem eine größere Menge Wasser in das Maul aufgesaugt und durch die Kiemenöffnungen ausgetrieben wurde. Reizung der Naseneingänge löste eine rasche Bewegung des Kopfes aus. Reizung der Flossen hatte meist vibratorische Bewegungen der Flossen selbst zur Folge. Bei Anwendung schwächerer Reize bestand die erste Bewegung der Flossen in einer Krümmung derselben nach der Reizquelle hin, mitunter aber auch nach der Gegenseite. Stärkere Reize wurden schließlich mit Schwimmbewegungen von der Reizquelle weg beantwortet.

Offenbar gehören also alle dabei auftretenden Reflexe zur Kategorie der Schutzreflexe (Abwehr- oder Fluchtreflexe), die dahin zielen, den Organismus der schädigenden Einwirkung der applizierten chemischen Reize zu entziehen.

In Wahrheit ergibt sich aus den Untersuchungen Sheldons, daß nicht sämtliche als Reizmittel angewendeten Stoffe obige Reaktionen hervorriefen, sondern nur diejenigen, welche durch ihre chemischen Eigenschaften (Säuren, Alkalien, Salze) die Zellelemente des Körpers tief anzugreifen vermögen. So fand Sheldon, daß die deutliche Wirkung der Mineralsäuren nur von den H-Ionen abhing, da sie ohne Ausnahme und ohne Unterschied stets dieselben Reaktionen hervorriefen. Pikrinsäure ist ebenfalls ein starker Reiz und verdankt die Reizwirkung hauptsächlich seinem Säureradikal, weil die angewendeten Pikrate eine viel schwächere Wirkung äußerten. Ebenso wirksam war auch NaOH. Lithium- und Ammoniumchlorid riefen dieselben Reaktionen hervor, doch später als die Säuren und Alkalien. Natriumchlorid zeigte sich unwirksam.

Die bitteren Stoffe zeigten im allgemeinen eine viel schwächere Wirkung als die Säuren und Alkalien; sie riefen außerdem nur dann deutliche Reaktionen hervor, wenn sie am Maul oder an den Spritzlöchern (wo Parker beim Katzenhai Geschmackskörperchen feststellte) appliziert wurden.

Die Süßstoffe erwiesen sich vollkommen unwirksam.

Die untersuchten Körperteile zeigten andererseits nicht denselben Empfindlichkeitsgrad. Der Kopf war der mindest empfindliche Teil, während das Maul, die Naseneingänge, der After, die paarigen Flossen eine höhere Empfindlichkeit zeigten.

Zur Ermittelung der afferenten Bahnen, welche die Erregungen von der Peripherie zu den Zentren führen, schaltete Sheldon einige der in Betracht kommenden Bahnen operativ aus. So zerstörte er das Rückenmark, trennte das Rückenmark von den höheren Zentren ab, durchschnitt die Crura des N. olfactorius, sowie einige Aeste des N. trigeminus. Er fand, daß nach Zerstörung des Rückenmarks keine Reaktion mehr von dem Hinterkörper zu erzielen ist, was beweist, daß der N. lateralis mit den chemischen Empfindungen nichts zu tun hat. Nach Abtrennung des Rückenmarks vom Gehirn wird der Hinterteil des Tieres empfindlicher für die chemischen Reize

als zuvor. Es gibt keinen Spinalshock. Die Folgen der Durchschneidung der Crura des N. olfactorius oder der verschiedenen Zweige des Trigeminus zeigen, daß die hohe Empfindlichkeit der Naseneingänge auf die angewendeten Reize mehr von dem Ramus maxillaris trigemini als vom N. olfactorius vermittelt wird.

Sheldon fand auch, daß, wenn ein Körperteil für Druckreize ermüdet wurde, er auf chemische Reize noch reagierte, daß dagegen, wenn eine Körpergegend für einen gegebenen chemischen Reiz ermüdet war, sie nur selten auf Tastreize noch zu reagieren vermochte, obwohl sie gewöhnlich auf andere chemische Reizstoffe noch reagiert.

Kokainisierung der Haut läßt die Tastempfindlichkeit früher verschwinden als die chemische Empfindlichkeit. Unter den verschiedenen chemischen Empfindungen verschwindet zuerst die Fähigkeit, auf bittere Stoffe zu reagieren.

Die Empfindlichkeit für chemische Reize wird fast ausschließlich durch die Nerven der Allgemeinempfindung („general sensation"), gar nicht durch den Olfactorius und nur sehr wenig durch die Geschmacksnerven vermittelt.

Aus alledem schließt Sheldon, daß dieser chemische Sinn eine wahre Sinnesqualität darstellt, deren nervöser Mechanismus von demjenigen der allgemeinen Tastempfindung verschieden ist.

Dieser Schluß scheint jedoch nicht ausreichend begründet, wenn man bedenkt, daß Sheldon dabei eine Art Sinnesempfindungen außer acht gelassen hat, die er als eine Art von Allgemeinempfindungen hätte berücksichtigen bzw. ausschließen müssen, nämlich die Schmerzempfindungen, oder, wenn man will, die Empfindungen, welche durch die Anbringung schädigender Reize entstehen. Sheldon erzielte positive Resultate nur bei chemischen Reizstoffen, die angreifende, zum Teil ätzende Wirkungen besitzen; die Reaktionen bestanden in Abwehr- oder Fluchtbewegungen. Es liegt dann die Annahme sehr nahe, daß die Reizstoffe auf die überall in der ganzen Körperhaut vorhandenen Schmerznervenenden einwirkten. Auch die übrigen von ihm nachgewiesenen Eigenschaften (Wirkung der Kokainisierung, der Ermüdung für Tastreize) stehen mit dieser Annahme in Einklang. Demnach wären wir nicht genötigt, die Existenz einer besonderen allgemeinen chemischen Sinnesqualität anzunehmen.

H. Die übrigen Wirbeltiere.

Für die übrigen Wirbeltiere liegen nur recht dürftige Angaben allgemeinen Inhaltes vor. Im allgemeinen wird von den Zoologen angenommen, daß Amphibien und Reptilien nur ein schwach ausgebildetes Riechvermögen besitzen. (Trotzdem glaubte Goltz annehmen zu dürfen, daß das Froschmännchen auch durch den Geruchssinn das Weibchen während der Brunstzeit zu erkennen vermag.)

Auch den Vögeln soll ein bedeutendes Witterungsvermögen fehlen. Der Geruchssinn erreicht seinen höchsten Entwicklungsgrad erst bei den Säugetieren, bei denen er einen der wichtigsten Vermittler mit der Außenwelt darstellt, sowohl bei der Nahrungssuche, wie beim Erkennen der Feinde, beim Finden des Weges und im Geschlechtsleben. Die Huftiere wittern den Feind, die Raubtiere die Beute. Der Hund des Trüffelsuchers findet den im Boden verborgenen Pilz, ebenso wie der Hund die Spur seines Herrn findet, durch den Geruchssinn. Daß ein Hund blind ist, wird oft für die flüchtige Beobachtung kaum bemerkbar; wenn sein Riechorgan zerstört

wurde, ist er hilflos. Saugende junge Hunde, denen der Riechnerv durchschnitten wurde, konnten die Zitzen der Mutter nicht mehr finden und mußten künstlich ernährt werden; sie fanden sich später nicht mehr selbständig ins Lager und wurden auch beim Futtersuchen durch den Gesichtssinn getäuscht. Trockenes Fleisch ließen sie liegen, leckten aber den eigenen Harn und Kot. Nicht alle Säugetiere sind jedoch in gleicher Weise mit scharfem Geruchssinn begabt: man unterscheidet gut witternde oder osmatische, schlecht witternde oder mikrosmatische und nicht witternde oder anosmatische. Die Mehrzahl der Säuger sind allerdings Osmaten. Mikrosmatisch sind die Hochtiere, also Affen und Mensch, anosmatisch die Waltiere (R. HESSE, 26).

Literatur.

1. **Andreae, Eug.**, *Inwiefern werden Insekten durch Farbe und Duft der Blumen angezogen? Beihefte z. Bot. Ctbl., Bd. 15 (1903), p. 427. (Zit. nach Forel.)*
2. **Baglioni, S.**, *Zur Physiologie des Geruchsinnes und des Tastsinnes der Seetiere. Versuche an Octopus und einigen Fischen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 22 (1908), p. 719—723.*

2a. — *Zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 8 (1908), p. 1—80 und Bd. 11 (1910), p. 145—149.*

3. — *Einige physiologische Beobachtungen an einem lebenden Weibchen des Argonauta argo. Ztschr. f. Biol., Bd. 52 (1909), p. 107—114.*
4. — *Zur Kenntnis der Leistungen einiger Sinnesorgane (Gesichtssinn, Tastsinn und Geruchssinn) und des Zentralnervensystems der Cephalopoden und Fische. Ebenda, Bd. 53 (1910), p. 255—286.*
5. **Barrows, W. M.**, *The reactions of the Pomace Fly, Drosophila ampelophila Loew, to odorous substances. Journ. of exper. Zoöl., Vol. 4 (1907), p. 515—537.*
6. **Bateson, W.**, *The sense organs and perceptions of fishes, with remarks on the supply of bait. Journ. Marine Biol. Assoc. London, N. S. Vol. 1 (1890), p. 225—256.*

6a. — *The sense of touch in the rockling. Ebenda, p. 214.*

7. **Bell, C. J.**, *The reactions of crayfish to chemical stimuli. Journ. of comp. Neurol. and Psychol., Vol. 16 (1906), p. 299—326. (Zit. nach Sheldon.)*
8. **Bethe, A.**, *Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Pflügers Arch., Bd. 70 (1898), p. 15—99.*
9. — *Noch einmal über die psychischen Qualitäten der Ameisen. Ebenda, Bd. 79 (1900), p. 39.*
10. — *Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen. Biol. Ctbl., Bd. 22 (1902), p. 193—215. 234—238.*
11. **Bonnier**, *Sur le sens latéral. Compt. rend. de la Soc. de Biol., Sér. 10 T. 3 (1896), p. 917—919.*
12. **Bugnion**, *Recherches sur les organes sensitifs qui se trouvent dans l'épiderme du protée et de l'axolotl. Bull. Soc. vaud. Sc. nat., T. 12 (1873/74), p. 302. (Zit. nach B. Hofer.)*
13. — *Le système nerveux et les organes sensoriels du Fulgora maculata. Journ. f. Psychol. u. Neurol., Bd. 13. (Zit. nach Forel.)*
14. **v. Buttel-Reepen, H.**, *Sind die Bienen Reflexmaschinen? Biol. Ctbl., Bd. 20 (1900).*
15. **Cowles, R. P.**, *Stimuli produced by light and by contact with solid walls as factors in the behavior of ophiuroids. Journ. of exper. Zool., Vol. 9 (1910), p. 387—416.*
16. **Doflein, F.**, *Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen. Festschr. z. 60. Geburtstag R. Hertwigs, Jena, Bd. 3 (1910).*
17. **Ducceschi, V.**, *Gli organi della sensibilità cutanea nei marsupiali. Arch. di Fisiol., Vol. 7 (1909), p. 327—344.*
18. **Forel, A.**, *Das Sinnesleben der Insekten, München 1910.*
19. **Fuchs**, *Ueber die Funktion der unter der Haut liegenden Kanalsysteme bei den Selachiern. Pflügers Arch., Bd. 59 (1894), p. 454—478.*
20. **Graber, V.**, *Die tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Denkschriften der k. k. Akad d. Wiss. in Wien, Bd. 36. (Zit. nach Forel.)*
21. — *Vergleichende Grundversuche über die Wirkung und die Aufnahmestellen chemischer Reize bei den Tieren. Biol. Ctbl., 1885. (Zit. nach Forel.)*
22. — *Ueber die Empfindlichkeit einiger Meertiere gegen Riechstoffe. Ebenda, Bd. 8 (1889).*
23. **Hauser**, *Physiologische und biologische Untersuchungen über das Geruchsorgan der Insekten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 34 (1880). (Zit. nach Forel.)*

24. **Herrick, C. Judson,** *On the morphological and physiological classification of the cutaneous sense organs of fishes. Amer. Nat., Vol. 37 (1903), p. 313—318.*
25. — *On the phylogenetic differentiation of the organs of smell and taste. Journ. of compar. Neurol. and Psychol., Vol. 18 (1908).*
26. **Hesse, R.,** *Der Tierkörper als selbständiger Organismus. Bd. 1. Vom Tierbau und Tierleben von R. Hesse und F. Doflein, Leipzig und Berlin (Teubner) 1910.*
27. **Hofer, B.,** *Studien über die Hautsinnesorgane der Fische. I. Teil. Die Funktion der Seitenorgane bei den Fischen. Ber. d. K. Bayer. Biol. Versuchsstation in München, Bd. 1 (1907), p. 115—164.*
28. **Kraepelin, K.,** *Ueber die Geruchsorgane der Gliedertiere. Osterprogr. der Realschule des Johanneums Hamburg 1883. (Zit. nach Forel.)*
29. **Kunz,** *Du tact à distance comme facteur de la faculté d'orientation des aveugles (sens des obstacles?). Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., T. 153 (1911), p. 431—434.*
30. **Lee, Fr. S.,** *Functions of the ear and lateral line in fishes. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 1 (1898), p. 128—144.*
31. **Lubbock, J.,** *On the senses, instincts and intelligence of animals, London 1888. (Deutsche Uebersetzung von W. Marshall, Leipzig 1889.) (Zit. nach Forel.)*
32. **Lyon, E. P.,** *On the theory of Geotropism in Paramaecium. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 14 (1905), p. 421—432.*
33. **Mangold, E.,** *Sinnesphysiologische Studien an Echinodermen. Ihre Reaktionen auf Licht und Schatten und die negative Geotaxis bei Asterina. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 9 (1909), p. 112—146.*
34. **Nagel, W.,** *Die niederen Sinne der Insekten, Tübingen (Fr. Pietzcker) 1892, p. 1—67.*
35. **Nagel, W. A.,** *Vergleichend-physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe, mit einleitenden Betrachtungen aus der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie. Bibliotheca Zoologica, Stuttgart, Bd. 7 (1894), p. 204; Autoreferat im Biol. Ctbl., Bd. 14 (1894).*
36. **Normann, W. W.,** *Dürfen wir aus den Reaktionen niederer Tiere auf das Vorhandensein von Schmerzempfindungen schließen? Pflügers Arch., Bd. 67 (1897), p. 137—140.*
37. **Parker, G. H.,** *The function of the lateral-line organs in fishes. Bull. of the Bureau of Fisheries, Vol. 24 (1904), p. 183—207.*
38. — *The sense of taste in fishes. Science, N. S. Vol. 27 (1908), p. 453. (Zit. nach Sheldon.)*
39. — *Olfactory reactions in fishes. Journ. of exper. Zool., Vol. 8 (1910), p. 535—542.*
40. **Plateau, F.,** *Wodurch locken die Blumen Insekten an? Biol. Ctbl., Bd. 16 (1896), p. 417, und Bd. 17 (1897), p. 599.*
41. — *Comment les fleurs attirent les insectes. Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique, Sér. 3 T. 30 (1885), T. 32 (1896), T. 33 (1897), T. 34 (1897). (Zit. nach Forel.)*
41a. — *Nouvelles recherches sur les rapports entre les insectes et les fleurs. Mém. de la Soc. zool. de France, T. 11 (1898), T. 12 (1899). (Zit. nach Forel.)*
41b. — *Le fleurs artificielles et les insectes. Mém. sc. Acad. Roy. de Belgique, 1906. (Zit. nach Forel.)*
41c. — *Les insectes et la couleur des fleurs. Année psychologique de Binet, 1907. (Zit. nach Forel.)*
42. **Richet, Ch.,** *Dictionnaire de physiologie, Artikel Douleur, T. 5 (1902), p. 188.*
43. **de Sède, P.,** *La ligne latérale des poissons osseux. Rev. sc., T. 7 (1884), p. 467. (Zit. nach B. Hofer).*
44. **Sheldon, R. E.,** *The reactions of the dogfish to chemical stimuli. Journ. of comp. Neurol. and Psychol., Vol. 19 (1909), p. 273—311.*
45. — *The sense of smell in Selachians. Journ. of exper. Zool., Vol. 10 (1911), p. 51—62.*
46. **v. Uexküll, J.,** *Vergleichend-sinnesphysiologische Untersuchungen. Ueber die Nahrungsaufnahme des Katzenhais. Ztschr. f. Biol., Bd. 32 (1895), p. 548—566.*
47. — *Studien über den Tonus. II. Die Bewegungen der Schlangensterne. Ebenda, Bd. 46 (1905), p. 1—37.*
48. **Wasmann,** *Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Zoologica von C. Chun, Stuttgart 1899.*
49. **Wéry, Jos.,** *Quelques expériences sur l'attraction des abeilles par les fleurs. Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique, 1904. (Zit. nach Forel.)*
50. **Will, F.,** *Das Geschmacksorgan der Insekten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 42 (1885). (Zit. nach Forel.)*
51. **Winterstein, H.,** *Ueber Reaktionen auf Schallreize bei Tieren ohne Gehörorgane. Ctbl. f. Physiol., Bd. 22 (1908), p. 759—761.*
52. **Wolff, O. J. B.,** *Das Riechorgan der Biene. Nova Acta d. K. L.-Car. deutsch. Akad. f. Naturf., Bd. 38 (1875). (Zit. nach Forel.)*
53. **Yung, E.,** *De l'insensibilité de la lumière et de la cécité de l'escargot des vignes (Helix pomatia L.). Compt. rend. Acad. d. Sc., T. 153 (1911), p. 434—436.*

Gesichtssinn[1]).

Von **C. Hess**, Würzburg.

Mit 3 Tafeln und 45 Abbildungen im Text.

Erster Teil.

Lichtsinn.

Die Frage, ob es möglich sei, über einen bei Tieren etwa vorhandenen Farbensinn Aufschluß zu bekommen, wird noch vielfach mit Nein beantwortet. Man begründet eine solche Stellungnahme damit, daß die Tiere nicht imstande seien, uns über die Art ihrer optischen Wahrnehmungen Auskunft zu geben, wie es der Mensch durch die Bezeichnung der verschiedenen Farben zu tun vermöge. Man vergißt hier, daß die Bezeichnung uns über die Sehqualitäten eines Menschen nur unvollkommen Auskunft geben kann: Wenn jemand einen für uns roten Gegenstand gleichfalls rot nennt, so wissen wir noch nicht, ob seine Sehqualitäten mit den unsrigen übereinstimmen. Ist doch bekannt, daß z. B. viele Rotgrünblinde ein ihnen vorgelegtes für den Normalen rotes Papier vielfach richtig als rot bezeichnen, obschon wir durch geeignete Methoden leicht nachweisen können, daß sie es nicht rot, wie wir, sondern dunkelgelb sehen. Selbst der total Farbenblinde, den man auffordert, aus einer Reihe farbiger Papiere die roten auszusuchen, trifft dies meist richtig, indem er die für ihn dunkelsten wählt (Hering). Bei älteren Leuten zeigt die Linse oft beträchtliche Gelbfärbung, die zur Folge hat, daß ihnen die für uns schön blauen Farben dunkler und mehr mit grau verhüllt erscheinen, als einem jugendlichen Auge mit weniger stark gelb gefärbter Linse; sie bezeichnen ein ihnen vorgelegtes Papier als blau, obschon es ihnen wesentlich anders erscheinen kann als uns. Hier, wie in vielen anderen Fällen, gibt uns also die Bezeichnung ungenügende bezw. falsche Auskunft über die Sehqualitäten des Untersuchten, und wir erhalten über letztere erst durch besondere Versuchsanordnungen Aufschluß, in den vorliegenden Fällen z. B. durch die Methode der Gleichungen, d. h. das Aufsuchen von zwei farbigen Lichtern, die uns wesentlich verschieden, dem zu Untersuchenden aber ähnlich bezw. gleich erscheinen.

Bei vielen niederen Tieren gelang mir mit geeigneten, unten ausführlicher zu besprechenden Methoden die Herstellung einer Art von Gleichungen auf Grund der Tatsache, daß manche Tiere uns oft

---

1) Anmerkung des Herausgebers: Auf besonderen Wunsch des Verfassers sind die Literaturverzeichnisse dieses Kapitels nicht wie die übrigen alphabetisch, sondern chronologisch geordnet. Der Hinweis erfolgt durch die Jahreszahl hinter dem Namen des zitierten Autors.

überraschend genau Auskunft darüber geben können, welches von zwei verschiedenen Lichtern auf sie als das hellere wirkt bezw. ob beide wie gleich helle Lichter auf sie wirken. Hier kommen wir nun an eine Grenze: der Mensch kann bei Herstellung einer solchen Gleichung angeben, ob bezw. wann die miteinander verglichenen Lichter für ihn sowohl in bezug auf Farbe als in bezug auf Helligkeit gleich sind. Die in Rede stehenden Tiere geben uns durch ihre Verteilung zunächst nur an, daß die beiden Lichter auf sie so wirken, wie es der Fall sein muß, wenn sie für ihre Augen gleich hell sind. Die Möglichkeit, daß die Lichter in der Farbe für sie noch verschieden seien, ist dabei zunächst noch nicht sicher auszuschließen; indessen kann, wie das Folgende zeigt, die Art der gewonnenen Gleichungen uns schon sehr wertvolle Aufschlüsse über den Lichtsinn der fraglichen Tiere geben. Bei Fischen gelang es mir ferner, neben den eben besprochenen auch noch Gleichungen zwischen farbigem Objekt und Grund in ähnlicher Weise in Anwendung zu ziehen, wie wir es bei der wissenschaftlichen Untersuchung farbenblinder Menschen tun, und dadurch zu zeigen, daß die verglichenen Objekte für sie nicht bloß in der Helligkeit, sondern auch in der Farbe gleich erscheinen; bei Vögeln konnte ich durch Beobachtungen nach dem Prinzip der Seebeck-Holmgrenschen Probe weitergehende Aufschlüsse über die Art ihres Farbensinnes erhalten usf. Bei wieder anderen von mir entwickelten Versuchsanordnungen geben uns manche Tiere ziemlich genau Auskunft darüber, was sie sehen und was sie nicht sehen, indem sie z. B. die ihnen sichtbaren Futterkörner aufnehmen, jene aber, die sie nicht mit den Augen wahrnehmen können, unberührt lassen. Indem ich solche Untersuchungen an verschiedenen Wirbeltieren mit geeigneten farbigen Lichtern bei wechselnden Lichtstärken und bei verschiedenen Adaptationszuständen vornahm, konnte ich unter anderem feststellen, wie weit das Spektrum bei einer Reihe von Tierarten am langwelligen wie am kurzwelligen Ende reicht, an welcher Stelle es für ihr dunkeladaptiertes Auge am hellsten ist und um wie viele Male es hier für sie heller ist als an den übrigen Stellen. Meine messenden Bestimmungen der relativen Reizwerte homogener Lichter machen es zum ersten Male möglich, der Frage näher zu treten, ob überhaupt zwischen dem Lichtsinne der untersuchten Tiere und jenem des Menschen irgend eine Beziehung, Aehnlichkeit oder Verschiedenheit, besteht. Durch Grenzbestimmungen an hell- und an dunkeladaptierten Tieren konnte ich den Umfang der adaptativen Empfindlichkeitssteigerung durch Dunkelaufenthalt, zum Teile ziemlich genau, messend bestimmen. Indem wir solche Versuche, in geeigneter Weise für die einzelne Art angepaßt, systematisch in der ganzen Tierreihe vornehmen, erhalten wir Antwort auf viele bisher für unlösbar gehaltene Fragen. (Eine Reihe weiterer neuer Methoden wird im Verlaufe unserer Darstellung zu besprechen sein.)

Die hier kurz angedeuteten Methoden waren bisher nicht zur Untersuchung des Lichtsinnes in der Tierreihe benützt worden. Ein wesentlicher Vorzug derselben besteht unter anderem darin, daß sie bei einer großen Zahl von Arten verhältnismäßig leicht angewendet werden können und daher insbesondere auch vergleichende Untersuchungen ermöglichen. Der bei Untersuchung des Lichtsinnes in der Wirbeltierreihe von früheren Autoren fast ausschließlich benützten

Dressurmethode (s. u.) kommt naturgemäß nur ein verhältnismäßig kleines Anwendungsgebiet zu. Bei einigen Tierarten kann die Untersuchung der Wirkung farbiger Lichter auf das Pupillenspiel wertvolle Aufschlüsse geben.

I. Lichtsinn bei Wirbeltieren.

A. Säuger.

Die Autoren, die bisher über den Farbensinn bei Säugern Untersuchungen anstellten, bedienten sich in der Regel solcher Methoden, bei welchen die Tiere auf bestimmte farbige Objekte dressiert wurden.

Lubbock dressierte (1889) einen gelehrigen Hund, zunächst Täfelchen, auf die einfache Worte gedruckt waren, zu unterscheiden und auf Kommando bezw. auf bestimmte Assoziationen bestimmte Täfelchen zu apportieren. Während dies ziemlich leicht gelang, bemühte er sich vergebens, den Hund auch auf Unterscheidung verschiedenfarbiger Täfelchen zu dressieren, sodaß das Tier etwa nach Vorhalten einer bestimmten Farbe die gleich gefärbten Täfelchen gebracht hätte. Lubbock betonte selbst, daß das negative Ergebnis dieses Versuches nichts beweisen könne und forderte zu dessen Wiederholung auf. Elmer Gates (1895) setzte Hunden verschieden gefärbte und graue Gefäße vor und brachte immer nur in ein bestimmt gefärbtes ihr Futter. Bei anderen Versuchen lagen farbige Metallplatten auf einem Gang, durch den der Hund laufen mußte; bestimmt gefärbte Platten waren mit einer elektrischen Batterie verbunden, so daß das Tier bei ihrer Berührung einen Schlag bekam. Er schloß aus seinen Versuchen, daß die Hunde nicht allein Farben überhaupt, sondern auch feine Nuancen derselben wahrnehmen. Bei Affen machte Garner Versuche mit gefärbtem Futter, Kinnaman (1902) ließ, ähnlich wie Elmer Gates, Affen ihre Nahrung aus Gläsern nehmen, die mit farbigen und grauen Papieren bekleidet waren, usf.; aus der Art der Reaktion der Tiere gegenüber den verschiedenen Gläsern schloß auch er, daß an der Fähigkeit der Farbenwahrnehmung bei Affen nicht zu zweifeln sei.

In der von Lubbock vorgeschlagenen Weise gingen Himstedt und Nagel (1902) vor. Ersterem gelang es, einen Pudel so abzurichten, daß er z. B. auf das Kommando „Bring Rot" von verschieden farbigen Holzkugeln die roten brachte; in der Regel nahm er zunächst die scharlachroten oder feuerroten, weiterhin auch noch leuchtend orange gefärbte, diese aber nur zögernd und nur, wenn die rein roten schon weg waren. „Noch mehr bedachte er sich bei einer mit Bismarckbraun gefärbten Kugel, die einen deutlichen Stich ins Rot hatte." „Blau und Grau waren ihm offenbar in allen Helligkeitsabstufungen vom Rot mit allen seinen Helligkeitsabstufungen ganz wesentlich verschieden." Später (1907) gelang es, den Hund zu dressieren, daß er je nach der vorgehaltenen Farbe rote, blaue oder grüne Kugeln apportierte. Ein anderer Hund lernte, wenn auch nicht fehlerfrei, an verschiedenfarbigen Futterkästen Grün von verschiedenen Stufen von Grau zu unterscheiden (nur der grün gefärbte Kasten enthielt Futter). Dagegen erreichte Nicolai (1907) nicht, daß seine beiden Hunde rote von grünen Gefäßen zu unterscheiden lernten.

Hierher gehören auch Versuche von Kalischer mit Hunden, die auf eine bestimmte „Freßfarbe“ dressiert wurden; auf Rot dressierte griffen selten bei Blau zu, öfter bei Grün, noch öfter bei Gelb und Orange; auf Blau dressierte griffen fast nie bei Rot, öfter bei Grün zu. Aehnlich dressierten Samoiloff und Pheophilaktowa (1907) Hunde, grüne Scheiben von verschieden hell grauen bis zu einem gewissen Grade zu unterscheiden. Colvin und Burford (1909) dressierten Hunde, Katzen und Eichhörnchen, ihre Nahrung aus einem mit Normalrot gestrichenen Behälter zu holen. Daneben standen anders gefärbte leere Behälter. Im ganzen wurden die Farben in 86,7 Proz. unterschieden, die besten Resultate zeigte das Eichhorn. Yerkes (1907) arbeitete mit Tanzmäusen, die bei Eintritt in den rot gefärbten Teil ihres Behälters einen elektrischen Schlag bekamen, nicht aber bei Eintritt in den grünen usw. Porter (1904, 1906) ließ auch Sperlinge aus verschieden gefärbten Kästen Nahrung nehmen. Davis (1907, vgl. Cole) untersuchte den Waschbären (*Procyon*) nach der Methode der gefärbten Futterkästen, Cole (1907) fand bei den gleichen Tieren, daß eines derselben bei Versuchen mit Rot und Grün in $91^1/_2$ Proz. der Fälle richtig wählte, ein anderes in $83^1/_3$ Proz., doch mußten bei Experimenten mit farbigen Papieren viel mehr Versuche gemacht werden, um erfolgreiches Unterscheiden zu erzielen, als zur Unterscheidung von Schwarz und Weiß nötig waren. Davis meint aus seinen Versuchen schließen zu können, es sei sehr wahrscheinlich, daß der Waschbär farbenblind sei, was nach seiner nächtlichen Lebensweise ja auch zu erwarten sei. Ein derartiger Schluß scheint mir nach dem vorliegenden Material nicht genügend sicher begründet; durch Untersuchung solcher Tiere mit Methoden, wie ich sie beim Studium des Lichtsinnes der Fische entwickelte (s. u.), dürfte es leicht sein, bestimmtere Antwort auf die Frage nach ihrem Farbensinne zu erhalten. Auch Untersuchungen am Spektrum in der von mir beim Affen benützten Weise (s. u.) scheinen mir für die Beantwortung schwebender Fragen aussichtsreich zu sein.

Vom Standpunkte der wissenschaftlichen Farbenlehre kann unter den Dressurversuchen nur jenen hinsichtlich des Farbensinnes der fraglichen Tiere Beweiskraft zugesprochen werden, bei welchen die Möglichkeit genügend ausgeschlossen ist, daß die Tiere die Gegenstände etwa nur an ihren farblosen Helligkeitswerten erkannten; bei einem Teile der hier angeführten Versuche ist dieser Forderung Rechnung getragen, indem z. B. verschieden hell bezw. dunkel rote Objekte und neben diesen verschieden graue sichtbar gemacht wurden. (Vgl. hierüber auch die Versuche in dem Abschnitte über den Lichtsinn bei Fischen p. 614.)

Piper (1905) untersuchte das elektromotorische Verhalten der Netzhäute verschiedener Säuger bei Bestrahlung mit farbigen Lichtern; er fand für Hund und Katze sowohl im hell- wie im dunkeladaptierten Auge die Reizwerte der spektralen Lichter den „Dämmerungswerten“ der menschlichen Netzhaut und der Kurve der Energieabsorption des Sehpurpurs entsprechend. Bei Kaninchen dagegen fand er im dunkeladaptierten Auge die stärkste Wirkung bei 540 $\mu\mu$, im helladaptierten bei 570 $\mu\mu$.

Orbéli (1907) studierte in Pawlows Institut die Beziehungen zwischen verschiedenen optischen Reizen und der Speichelsekretion. Er ging dabei unter anderem in der folgenden Weise vor: Auf einem weißen Schirme wurde ein rotes Quadrat sichtbar gemacht, gleichzeitig mit dem Erscheinen desselben dem Hunde Futter verabreicht; nach genügend häufiger Wiederholung solcher Versuche trat regelmäßig bei Erscheinen des roten Quadrates Speichelsekretion ein. Das gleiche war nun auch der Fall, wenn andersfarbige Quadrate

sichtbar gemacht wurden: erschienen abwechselnd rote und grüne Quadrate und wurde jedesmal nur bei Erscheinen des roten Futter verabreicht, so erreichte ORBÉLI nicht, daß etwa nur bei Erscheinen des roten Quadrates Speichelfluß eingetreten wäre. Auch bei anderen Modifikationen der Versuchsanordnung war das Ergebnis ein entsprechendes. Nie fanden sich Anhaltspunkte, die auf eine Verschiedenheit der Wirkung von Strahlen verschiedener Wellenlänge hingedeutet hätten. „Die bedingten Speichelreflexe sind beim Hunde stets durch Wechsel der Lichtintensität bedingt, die Wellenlänge spielt dabei keine Rolle.“ Daß aus diesen Befunden nicht etwa auf Farbenblindheit beim Hunde geschlossen werden darf, bedarf wohl keiner Betonung.

Weiter ergab sich aus ORBÉLIS Versuchen, daß jede beliebige Aenderung der Lichtstärke, sei es Abnahme oder Zunahme derselben, ferner Erscheinen von hellen Figuren auf dunklem Grunde oder aber von dunklen auf hellem Grunde den fraglichen Speichelreflex auslösen kann. Der Reizung durch eine größere Lichtstärke entsprach eine stärkere Wirkung auf den Speichelfluß. Der Grad der Reizung hängt nicht nur vom Grade der Lichtstärkenänderung ab, sondern auch von den Dimensionen der erhellten bzw. verdunkelten Flächen, die sichtbar gemacht werden; diese beiden Formen können sich gegenseitig kompensieren. Auch die Form der sichtbar gemachten Figuren ist von bestimmendem Einflusse auf die qualitativen Verschiedenheiten der optischen Reize. Führt das sichtbar gemachte Objekt eine Bewegung aus, so kann auch diese als ein spezieller Reiz wirken und die Richtung der ausgeführten Bewegung kann qualitative Verschiedenheiten des Reizes zur Folge haben und die Reaktionen des Hundes modifizieren. —

Von Laien wird dem Stiere eine Antipathie gegen Rot zugeschrieben; ich würde hier nicht davon sprechen, wenn nicht kürzlich BAUER (1910) die Meinung vertreten hätte, daß die „heftige Reaktion“ des Stieres auf Rot „bekannt“ sei, und wenn er nicht diese Behauptung zur Stütze seiner fehlerhaften Beobachtungen über eine angebliche Rotscheu bei Fischen (s. u.) herangezogen hätte. Im Hinblicke hierauf veranlaßte ich Herrn Bezirkstierarzt Dr. GEISSENDÖRFER zu einschlägigen Versuchen, über deren Ergebnis er mir folgendes mitteilt: Bei 30 Simmentaler Zuchtstieren von $1^1/_3$—4 Jahren wurden hell- oder dunkelrote Tücher vor den Augen geschwenkt und, wenn die Tiere diesen keine Beachtung schenkten, ihnen die Tücher leicht um den Kopf geschlagen. Ferner wurden solche Tücher auf den Boden gelegt oder an Scheunentore genagelt und die Stiere darauf zugeführt. Beim Schwenken der Tücher erschraken die meisten Tiere zunächst etwas, dann schauten sie sie ruhig an, gingen auf sie zu, beschnupperten sie, einzelne begannen sogar daran zu kauen. Wurden Stiere auf die am Boden liegenden oder an die Wand genagelten Tücher zugeführt, so zeigten sie gleichfalls nicht die mindeste Abweichung vom gewöhnlichen Verhalten. „Kein einziger von diesen 30 Stieren wurde bei diesen Versuchen irgendwie in einen Reiz- oder Erregungszustand versetzt, die rote Farbe der Tücher war ihnen vollständig gleichgültig.“

Ich selbst habe mich (1907) zur Untersuchung des Lichtsinnes bei Säugern (Affen) in erster Linie einer bisher noch nicht benützten Methode bedient, bei der die Sichtbarkeit bezw. Unsichtbarkeit gebotenen Futters als Grundlage diente:

Auf einem mattschwarzen Grunde, auf dem Weizenkörner gleichmäßig ausgestreut waren, wurde im Dunkelzimmer ein lichtstarkes Spektrum entworfen. Ein Pavian, der mit Vorliebe solche Körner fraß, nahm, vor die Fläche gesetzt, sofort

alle Körner vom äußersten Rot bis zum äußersten Violett; nach wenigen Minuten war in der langen Körnerreihe eine Lücke entstanden, deren Grenzen am langwelligen wie am kurzwelligen Ende mit den Grenzen des Spektrums für unser Auge zusammenfielen. Bei einem anderen Versuche wurde der Affe längere Zeit dunkel adaptiert und das Spektrum durch Spaltverengerung so lichtschwach gemacht, daß für mein gut dunkeladaptiertes Auge fast nur noch die Körner in der Gegend des Gelb bis Grün eben sichtbar waren; der Affe griff sofort nach diesen und nahm wiederum alle für mich sichtbaren Körner, während er die für mich unsichtbaren liegen ließ.

Der Versuch lehrt, daß für den Affen das Spektrum am langwelligen wie am kurzwelligen Ende merklich genau so weit reicht, wie für unser Auge, und daß es für das dunkeladaptierte Tier in jener Gegend am hellsten ist, in der es auch für uns die größte Helligkeit hat. Danach ist die Annahme wohl die nächstliegende, daß die Sehqualitäten beim Pavian ähnliche oder die gleichen sind, wie beim Menschen.

Es dürfte nicht schwer sein, in der angegebenen Weise eine größere Reihe von Säugern zu untersuchen, soweit diese bei Aufnahme ihrer Nahrung nicht vorwiegend durch den Geruch geleitet werden.

Weitere Versuche, über die Helligkeitswahrnehmung bei Säugern Aufschluß zu bekommen, stellte ich in der Weise an, daß ich den Einfluß verschiedenfarbiger, in erster Linie homogener Lichter auf das Pupillenspiel systematisch verfolgte. M. Sachs (1892) hat zuerst den Nachweis erbracht, daß für die Pupille des Menschenauges die motorische Valenz einer Strahlung von deren Helligkeitswert abhängt, d. h. die uns am hellsten erscheinenden farbigen Lichter die größte Pupillenverengerung hervorrufen; dementsprechend stimmt z. B. die Kurve der pupillomotorischen Valenzen für das dunkeladaptierte Menschenauge bei entsprechend herabgesetzter Lichtstärke der Reizlichter mit der von Ewald Hering ermittelten Kurve der weißen Valenzen für das dunkeladaptierte Auge überein. Auf Grund dieser Erfahrungen schloß Sachs, daß umgekehrt das Verhalten der Pupillenreaktion zur Untersuchung des Farbensinnes unabhängig von den Angaben des Untersuchten über seinen Empfindungsinhalt dienen und also auch zur Untersuchung des Farbensinnes der Tiere herangezogen werden könne.

Bei Untersuchung der Vogelpupillen (s. d.) mit homogenen Lichtern erhielt ich verhältnismäßig leicht genügend verwertbare Ergebnisse, da hier die Pupillenreaktion im allgemeinen lebhafter ist, als bei den von mir untersuchten Säugern, und da verschiedene Umstände wegfallen, die die Untersuchung am Säugerauge erschweren können. Noch lebhafter und ausgiebiger als bei Vögeln reagierte die Pupille bei Cephalopoden, daher waren hier die Ergebnisse mit den von mir benützten photographischen Methoden besonders eindringliche (vgl. p. 678). Von Säugern untersuchte ich hauptsächlich Katzen, daneben auch Kaninchen, zum Vergleiche unter gleichen Bedingungen auch die Menschenpupille.

Von mehreren Versuchsanordnungen, mit welchen ich arbeitete, erwähne ich nur folgende: Durch passend aufgestellte Linsen und Prismen wird im Dunkelzimmer von einer 500-kerzigen Nernstlampe ein vertikales Spektrum von etwa 12 cm Höhe entworfen. An einem passend aufgestellten weißen Kartonstreifen ist die Stelle des äußersten Rot, sowie die Gegend des reinen Gelb, Grün und Blau des Spektrums

durch einen feinen horizontalen Strich bezeichnet; auf diesen Streifen wird der photographische Apparat eingestellt, Spektrum, Apparat und Streifen bleiben während der ganzen Versuche unverrückt stehen. Dicht neben dem Streifen wird das zu untersuchende Auge des Versuchstieres bezw. der Versuchsperson in das jeweils zu prüfende spektrale Licht gebracht. (Ueber die Einzelheiten der Anordnung und die dabei zu berücksichtigenden Fehlerquellen denke ich an anderer Stelle eingehender zu berichten. Ich werde dann auch verschiedene vorderhand noch nicht genügend vermeidbare Umstände zu erörtern haben, die die Genauigkeit derartiger Beobachtungen bis zu einem gewissen Grade beeinträchtigen und deren störender Einfluß nur zum Teile durch Vermehrung der Zahl solcher Serienaufnahmen ausgeglichen werden kann. Immerhin erhielt ich mit diesen Methoden wenigstens auf einen Teil der mich beschäftigenden Fragen Antwort.)

Im Menschenauge zeigten die photographischen Aufnahmen bei ziemlich lichtstarkem Spektrum das Maximum der Pupillenverengerung in der Gegend des Gelb bis Grüngelb. Die Unterschiede zwischen der Pupillenweite im Gelb und jener im Grüngelb waren bei der getroffenen Anordnung meist gering oder nicht sicher nachweisbar; im gelblichen Grün und Grün war die Pupille in der Regel wieder etwas weiter als im Gelb und Grüngelb. Die Pupille einer von mir öfter untersuchten jungen Katze zeigte in den photographischen Aufnahmen kein wesentlich anderes Verhalten als die menschliche, auch sie fand ich in der Regel im Gelb und Grüngelb am engsten. Auch bei einem albinotischen Kaninchen erhielt ich im allgemeinen ähnliche relative Werte, möchte aber auf sie bei den geringen absoluten Differenzen der hier wenig ausgiebig reagierenden Pupille nicht viel Gewicht legen.

Weitere Versuche stellte ich beim Menschen und der Katze in der Weise an, daß ich ein Auge (bei verdecktem zweiten) an verschiedene Stellen eines mäßig lichtstarken horizontalen Spektrums brachte bezw. aus einem spektralen Lichte rasch in ein anderes verschob und dabei das Pupillenspiel mit der Lupe in geeigneter Weise verfolgte. Das Gelbrot des Spektrums hatte hier wie dort merkliche Verengerung der im Dunkeln ziemlich weiten Pupille zur Folge, bei Verschiebung von Gelbrot zu Gelb wurde sie deutlich noch enger. Bei Uebergang von Gelb zu Grün konnte ich keine weitere Verengerung, oft geringe Erweiterung wahrnehmen, während umgekehrt bei raschem Verschieben vom Grün nach Gelb meist deutliche, wenn auch geringe Verengerung nachweisbar war. Im Blaugrün und Blau wurde die Pupille stets deutlich weiter, als sie im Gelb gewesen war.

Zur Untersuchung des Pupillenspieles mit roten und blauen Glaslichtern bediente ich mich einer photometrischen Vorrichtung, die, ähnlich wie die in Fig. 6a (p. 610) abgebildete, im wesentlichen aus zwei aneinander grenzenden tunnelartigen Röhren besteht, in deren jeder eine 500-kerzige Nernstlampe verschieblich ist. Das vordere Ende der einen Röhre ist durch ein frei blaues, das der anderen durch ein frei rotes Glas (Blaufilter bezw. Rotfilter) bedeckt, die Lichtstärke eines jeden der beiden Reizlichter kann durch Verschieben der zugehörigen Lampe innerhalb ziemlich weiter Grenzen beliebig variiert werden. Ich verschob nun zunächst die Lampen so lange, bis die beiden farbigen Lichter für mein Auge angenähert gleichen pupillomotorischen Reizwert hatten (was ich auf entoptischem Wege feststellte). Brachte ich nun eine Katze in

passender Weise vor den Apparat und bestrahlte die in den Pausen zwischen den einzelnen Versuchen dunkel gehaltenen Augen abwechselnd mit dem roten und mit dem blauen Lichte, so fand ich auch hier die durchschnittliche Pupillenverengerung bei der Rotbestrahlung ähnlich jener bei der Blaubestrahlung. Also auch bei diesen Versuchen hatten vorwiegend langwellige Lichter für die Katzenpupille jedenfalls keinen sehr wesentlich kleineren motorischen Reizwert als ceteris paribus für die menschliche.

Selbstverständlich ist aus den mitgeteilten Versuchen nicht etwa zu schließen, daß die motorischen Reizwerte der verschiedenen farbigen Strahlungen für die Augen der untersuchten Tiere genau mit jenen für das normale Menschenauge übereinstimmen. Wohl aber zeigt die Aehnlichkeit der Ergebnisse bei meinen Versuchen, daß die relativen Reizwerte in den hier wesentlichen Punkten für Menschen und Katze ähnliche sein dürften: wir finden sie in charakteristischer Weise von den Reizwerten für den rotblinden (relativ blausichtigen rotgrünblinden) und für den total farbenblinden Menschen verschieden, soweit uns diese durch die Untersuchungen von Sachs und die sie bestätigenden von Abelsdorff bekannt sind. Insoweit würden also meine Befunde der Annahme entsprechen, daß auch für die hier untersuchten Säuger die verschiedenen farbigen Lichter keine sehr wesentlich anderen Helligkeitswerte haben dürften, als für den normalen farbentüchtigen Menschen. Angesichts der Schwierigkeiten, bei den fraglichen Versuchen zu ganz einwandfreien Ergebnissen zu kommen, sowie des Umstandes, daß ich bei Untersuchung mehrerer Katzen mit farbigen Glaslichtern in der geschilderten Weise nicht immer ganz übereinstimmende Resultate erhielt, möchte ich aber hinsichtlich der in Rede stehenden Pupillenversuche mit einem endgiltigen Urteile noch zurückhalten; ich gedenke auf die einschlägigen Fragen bald zurückzukommen.

(Ueber die Ergebnisse, die ich mit den hier geschilderten Methoden bei Vögeln, Reptilien und Cephalopoden erhielt, vgl. p. 570, 585 und 678.)

Die Wirkung spektraler Lichter auf die Pupillen der Säugetiere war bisher nicht systematisch verfolgt worden. Von Versuchen mit farbigen Glaslichtern lag eine (durch Beer [1900] mitgeteilte) Beobachtung von Sachs (1894) vor, der an der Katzenpupille Ueberempfindlichkeit für Blau und Unterempfindlichkeit für Rot, dagegen das Pupillenspiel des Hundes jenem des normalen Menschen ähnlich fand. Auch Abelsdorff (1907) bestrahlte Hunde- und Katzenaugen abwechselnd mit Lichtern, die durch rote oder blaue Gläser gegangen waren: „die Hundepupille reagierte wie die des farbentüchtigen Menschen, während die Katzenpupille eine der des Eulenauges analoge gesteigerte Empfindlichkeit für blaue Lichter zeigte. Die bei diesen Versuchen benützten roten und blauen Gläser erschienen einem total farbenblinden Menschen gleich hell, dennoch rief das Blau bei der Katze deutlich stärkere Pupillenverengerung hervor als das Rot. Abelsdorff meint, „daß dieser Unterschied zwischen Hunde- und Katzenauge nicht auf physikalischen Ursachen, etwa der verschiedenen Reflexion der Lichtstrahlen am Tapetum beruhe“, ist vielmehr geneigt, die Ueberempfindlichkeit dieser Nachttiere für blaue Lichter auf die Beschaffenheit der perzipierenden Elemente selbst, den Reichtum der Netzhaut an Stäbchen, zurückzuführen; er betont aber, daß er zu einer solchen Schlußfolgerung „den Adaptationszustand seiner Tiere mehr hätte berücksichtigen müssen, was leider versäumt wurde“.

Auf das Ergebnis aller derartigen Versuche kann die Netzhautstelle, die jeweils belichtet wird, von großem Einflusse sein; ganz abgesehen davon, daß wir über die relative pupillomotorische Erregbarkeit der verschiedenen Teile der Katzen- und Hunderetina noch keine Kenntnisse besitzen, ist es wohl auch aus rein physikalischen Gründen nicht gleichgültig, ob das Licht vorwiegend auf tapetumhaltige oder auf tapetumfreie Partien fällt. Die Schwierigkeit, bei Tieren jedesmal genügend gleichwertige Netzhautpartien zu reizen, bildet eines der vielen Hindernisse bei den einschlägigen Beobachtungen.

Bei systematischen Spektrumversuchen am Menschenauge hatte ABELSDORFF das Maximum der pupillomotorischen Wirkung für Helladaptation bei 600 μμ, für Dunkeladaptation bei 540 μμ gefunden; die Kurve der motorischen Reizwerte entsprach auch hier jener der Helligkeitswerte.

B. Vögel.

Farbensinn und Adaptation bei Tagvögeln.

Ueber Lichtsinn und Farbensinn der Vögel stellte ich größere Beobachtungsreihen zunächst an Tagvögeln, vorwiegend Hühnern und Tauben, an, für die ich fand, daß sie bei Aufnahme ihrer Nahrung in den fraglichen Versuchen ausschließlich durch das Auge geleitet werden: selbst ausgehungerte Hühner picken im Dunkeln meist nicht, auch wenn der Boden ihres Käfigs mit Futterkörnern bedeckt ist.

Zu Versuchen am Spektrum diente eine der vorher (p. 559) besprochenen ähnliche Anordnung. Als Futter benützte ich Weizenkörner und, bei Versuchen, bei welchen die gelbliche Eigenfarbe dieser stören konnte, weiße, gekochte Reiskörner. Setzt man Hühner vor

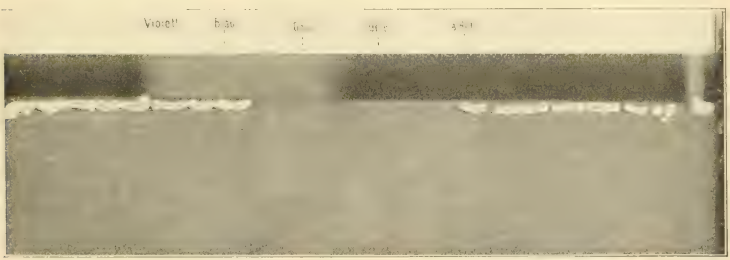


Fig. 1. Reiskörner, von den Strahlen eines Spektrums belichtet, werden von einem Huhn vom äußersten Rot bis etwa zur Mitte zwischen Blau und Grün gepickt.

eine mattschwarze Fläche, auf der solche Körner im Spektrum ausgestreut sind, so picken sie in der Regel zuerst die orangefarbigen und die roten so weit, als diese für uns sichtbar sind, danach die gelben und grünen, zum Teile auch die blaugrünen; dagegen lassen sie die grünblauen, blauen und violetten Körner unberührt, die für unser Auge noch deutlich sichtbar sind und uns ziemlich hell erscheinen.

Fig. 1 zeigt die photographische Aufnahme einer solchen Körnerreihe, nachdem das Tier aufgehört hatte, zu picken. Ueber den Reiskörnern war ein Kartonstreif angebracht, auf dem ich die für uns wichtigsten Stellen des Spektrums ver-

zeichnet hatte. *a.R* bezeichnet die Stelle des äußersten Rot (= Grenze des Spektrums am langwelligen Ende für unser Auge), *G*, *Gr* und *B* die Stelle des reinen Gelb (ungefähr 580—575 μμ), bzw. Grün (ca. 515—510 μμ) und Blau (ca. 480—475 μμ). Das Huhn pickte also die Körner etwa bis zur Mitte zwischen dem reinen Grün und dem reinen Blau des Spektrums. Die Körner im Ultrarot waren für mich ebenso wie für das Huhn unsichtbar, während jene im Grünblau, Blau und Violett, die das Huhn nicht sah, für mich noch deutlich sichtbar waren.

Für lange dunkeladaptierte Hühner ist die Pickgrenze im Spektrum im allgemeinen etwas mehr nach dem Blau zu gelegen, doch pflegen blaue und violette Körner auch von solchen Tieren nicht genommen zu werden. Werden gut dunkeladaptierte Hühner vor ein genügend lichtschwaches, für unser gut dunkeladaptiertes Auge ganz oder nahezu farbloses Spektrum gesetzt, so picken sie jetzt vorwiegend oder ausschließlich in einem Bezirke, der ein wenig nach dem langwelligen Ende von der für uns hellsten Stelle des Spektrums gelegen ist und ungefähr der Gegend des Gelb und Orangegelb entspricht.

Die geschilderten Versuche stellte ich auch bei erst 48 Stunden alten Hühnchen an. Sie pickten die im lichtstarken Spektrum ausgestreuten Hirsekörner in ähnlichem oder gleichem Umfange, wie die erwachsenen Tiere, und zeigten auch im lichtschwachen Spektrum nach längerer Dunkeladaptation gleiches Verhalten wie jene. Daraus folgt die interessante Tatsache, daß bei Hühnern die fraglichen Vorgänge im Sehorgan schon so bald nach dem Auskriechen im wesentlichen die gleichen sind, wie beim erwachsenen Tiere.

Die Taube verhielt sich in allen hier wesentlichen Punkten ähnlich wie das Huhn. Von anderen Tagvögeln sei das Verhalten des Turmfalken (*Falco tinnunculus*) kurz besprochen. Auch er wird bei der Nahrungsaufnahme in unseren Versuchen ausschließlich durch das Gesicht geleitet: Ich setzte ein junges Tier vor eine schräge schwarze Fläche, auf der ein Stück Fleisch lag; die Lichtquelle befand sich oben hinter dem Kopfe des Tieres, so daß das Fleisch gut belichtet war, solange der Falke ruhig saß. Er reckte augenblicklich den Kopf vorwärts, um es mit dem Schnabel zu fassen, dadurch kam dasselbe in den Schatten des Kopfes und wurde für den Vogel unsichtbar: sofort zog er den Kopf zurück, obschon der Schnabel nur noch etwa 1 cm weit vom Fleische entfernt war; durch das Zurückziehen des Kopfes wurde letzteres wieder für ihn sichtbar, und er fuhr von neuem darauf los; so bewegte er fast wie ein Automat den Kopf viele Male hintereinander vor und zurück, ohne das Fleisch zu fassen.

Das Spektrum ist für den Falken am kurzwelligen Ende in ähnlicher Weise verkürzt, wie für Hühner und Tauben. Gut dunkeladaptierte Falken, vor ein genügend lichtschwaches, für uns angenähert farbloses Spektrum gebracht, fahren stets auf Fleischstücke los, die an die für uns hellste Stelle gebracht werden; verschiebt man das Fleisch von da nach dem kurzwelligen Ende, so schnappen sie nicht mehr, wohl aber zuweilen noch, wenn das Fleisch eine kleine Strecke weit von der für uns hellsten Stelle nach dem langwelligen Ende zu bewegt wird.

Den Ergebnissen der Untersuchung der Vögel mit homogenen Lichtern entsprechen die mit farbigen Glaslichtern erhaltenen in allen hier wesentlichen Punkten. Meine Versuchsanordnung machte

möglich, daß auf dem Boden, auf dem die Tiere untersucht wurden, zwei ungefähr quadratische Felder von etwa 10 cm Seitenlänge erschienen, die in der Mitte in scharfer Grenze aneinander stießen. Helligkeit und Verhüllung („Sättigung") beider Felder konnten innerhalb ziemlich weiter Grenzen kontinuierlich variiert werden, so daß bald ein frei dunkelblaues Feld neben einem mehr oder weniger mit Weiß verhüllten roten erschien, bald ein frei rotes neben einem mehr oder weniger mit Weiß verhüllten blauen.

Ich konnte auf diese Weise leicht die Tiere bei sehr verschiedenen Lichtstärken und Färbungen des Futters untersuchen, indem ich etwa weißes Fleisch (für Falken) auf dunklem Grunde bewegte oder weißliche Getreidekörner auf einem passend ausgebreiteten schwarzen Tuche ausstreute.

In einer ersten Versuchsreihe mit der geschilderten Vorrichtung ermittelte ich, welchen Einfluß Verschiedenheiten der Helligkeit, in der die (uns angenähert farblos erscheinenden) Körner von uns gesehen werden, auf das Picken der Hühner haben. Sowie der Helligkeitsunterschied zwischen beiden Feldern eine gewisse, im allgemeinen, insbesondere bei relativ geringer Lichtstärke beider Teile, nicht eben beträchtliche Größe zeigt, fangen die Tiere regelmäßig in dem für unser Auge helleren Felde zu picken an; sind hier alle Körner aufgepickt, so wenden sie sich nach dem weniger hellen Felde und picken auch hier, sofern die Lichtstärke dieser Körner überhaupt zur Wahrnehmung genügt. Die hier gefundenen Grenzen des Pickens stimmen im allgemeinen mit jenen für unsere eigenen, in gleichem Adaptationszustande befindlichen Augen angenähert überein. Wenn die Helligkeit der Körner des dunkleren Feldes eine relativ beträchtliche, aber noch wesentlich geringere ist, als die des anderen, so werden auch jetzt in der Regel die Körner des helleren Feldes zuerst gepickt. Das Ergebnis ist für die Beurteilung der Versuche mit homogenen Lichtern insofern von Bedeutung, als es zeigt, daß die Helligkeit, in der die Körner gesehen werden, wesentlich mitbestimmend ist für den Ort, wo das Tier zu picken anfängt.

Von den zahlreichen Versuchen, die ich mit farbigen Glaslichtern in der geschilderten Weise anstellte, seien nur die wichtigsten kurz mitgeteilt: Wenn die eine Hälfte der Fläche unserem Auge dunkelrot, die andere hellblau erscheint, so picken die hell- oder kurz dunkeladaptierten Tiere fast ausnahmslos zunächst die Körner in der roten Hälfte; erst wenn diese vollständig aufgepickt sind, wenden sie sich zur hellblauen Hälfte und picken hier in der Regel anfangs weniger schnell und sicher. Durch passende Aenderung der Lichtstärke des Blau erreicht man leicht, daß die Hühner ausschließlich die roten Körner picken, dagegen die blauen dauernd unberührt lassen; dies ist auch dann der Fall, wenn uns die Körner der roten Hälfte tief dunkelrot erscheinen und nur eben noch sichtbar sind, während jene der blauen für unser kurz dunkeladaptiertes Auge deutlich, zum Teile beträchtlich heller und leichter sichtbar sind.

Dem Einwande, daß die Tiere die blauen Körner zwar sehen, aber etwa aus Abneigung gegen die blaue Farbe nicht pickten, ist leicht zu begegnen, indem man das Blau lichtstärker macht: die für uns sehr hell blauen Körner werden ohne weiteres gepickt, ebenso auch solche, die mit geeigneten blauen Farblösungen gefärbt sind.

Auch bei diesen Versuchen ist der Adaptationszustand des Huhnauges von Wichtigkeit. Ich habe bei passender Wahl der blauen Lichter oft gesehen, daß ein eben aus dem Hellen kommendes Tier nur die roten Körner pickte, aber nach etwa 5—10 Minuten Dunkelaufenthalt auch die blauen. Macht man das Blau etwas dunkler, so beginnt das Tier auch nach länger dauerndem Dunkelaufenthalte nicht mehr im Blau zu picken, obschon für uns die blauen Körner hell und deutlich sind.

Weitere Versuche mit andersfarbigen Gläsern hatten ein dem geschilderten entsprechendes Ergebnis.

In jeder Beziehung gleiche Resultate erhielt ich bei Untersuchung eines Truthahnes, der vor eine solche zur Hälfte mit roten, zur Hälfte mit blauen Körnern bedeckte dunkle Fläche gesetzt wurde. Wählte ich statt der schwarzen eine weiße Fläche, so daß ein helles, leuchtend rotes neben einem hell blauen Felde sichtbar war, auf dem die Körner lagen, so pickte das Tier im roten wie im blauen Felde. Irgendwelche Anhaltspunkte für die verbreitete, auch von Bauer (1910) vertretene Laienmeinung, daß das rote Licht den Truthahn „reize", ergaben meine Versuche nicht. (Mikroskopisch ist die Truthahnnetzhaut jener des Huhnes sehr ähnlich.)

Hell adaptierte Falken schnappten sofort nach dem im roten Glaslichte bewegten Fleische, hörten aber auf, wenn das Fleisch über die Grenze in das für uns viel hellere Blau kam. Selbst nach Dunkeladaptation von 20 Stunden und mehr nahmen die Falken nur das im Rot liegende Fleisch, sofern das Blau nicht sehr hell gemacht wurde. Im wesentlichen ähnliche Ergebnisse wie beim Falken erhielt ich bei einem jungen Bussard (*Buteo vulgaris*).

Adaptative Aenderungen im Vogelauge.

Die mitgeteilten Versuche lassen schon erkennen, daß unsere Tagvögel, entgegen der herrschenden Meinung, einer deutlichen Zunahme der Lichtempfindlichkeit durch Dunkeladaptation fähig sind. Im Hinblicke auf die große prinzipielle Wichtigkeit dieser Frage bemühte ich mich in zahlreichen Versuchsreihen, den Umfang dieser adaptativen Aenderungen messend zu bestimmen (1907/08).

Wenn man den $1/2$—1 Tag ausgehungerten Hühnern im Hellen Körner vorwirft, so picken sie bei allmählicher Abnahme der Belichtung zunächst noch mit großer Sicherheit und Gleichmäßigkeit. Wird aber die Belichtung mäßig rasch bis zu einer gewissen Grenze herabgesetzt, so hören sie mit dem Picken auf.

Zahlreiche Versuchsreihen zeigten mir übereinstimmend, daß diese Grenze der Belichtungsstärke bei sonst gleichen Bedingungen und gleichem Adaptationszustande eine überraschend gleichmäßige ist (s. unten). Damit ist prinzipiell die Möglichkeit gegeben, durch Versuche bei verschieden lange hell bezw. dunkel gehaltenen Tieren einen Aufschluß über ihre Adaptationsfähigkeit zu bekommen.

Die Versuchsanordnung war im allgemeinen folgende: Die Beobachtungen wurden in einem Dunkelzimmer mit mattschwarzen Wänden angestellt, die Belichtungsänderung erfolgte bei einem Teile der Versuche durch ein mit Mattglasscheibe versehenes Aubertsches Diaphragma, dessen Größe mittels Mikrometerschraube meßbar variiert werden konnte, bei anderen Versuchen mit Hilfe von Irisblenden. (Auf Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden.) Die vergleichenden Bestimmungen des Umfanges der Dunkeladaptation nahm ich stets unter möglichst gleichen Adaptationsbedingungen für die Hühner und für mein eigenes Auge vor.

Der Gang der Untersuchung möge an zwei Beispielen kurz erläutert werden. Die Zahlen geben die Seitenlängen des AUBERTschen Diaphragmas bezw. die Durchmesser der Irisblende in Millimetern wieder; meist wurden mehrere Einzelbestimmungen unter sonst gleichen Bedingungen vorgenommen, sämtliche so erhaltenen Zahlen sind in der Reihenfolge verzeichnet, in der die Versuche angestellt wurden.

I. Nachdem ich mich einige Zeit mit dem Huhne in dem gleichen hellen Raume aufgehalten hatte, komme ich zugleich mit dem Versuchstiere in das Dunkelzimmer, dessen AUBERTsche Blende auf 45 mm steht. Die Körner sind für mich gut sichtbar, das Huhn beginnt sofort zu picken. Die Blende wird nun mäßig schnell verkleinert.

Die Körner hören für mich auf sichtbar zu sein bei 20 mm. Das Huhn hört auf zu picken bei 21 mm[1]).

Das Zimmer wird nun für 5 Minuten vollständig verdunkelt, hierauf durch allmähliches Erweitern der Blende der Beginn der Sichtbarkeit bezw. des Pickens bei zunehmender Belichtung bestimmt: für mein Auge zu 9 mm, für das Huhn zu 9 mm.

Die Lichtstärke wird nun etwas erhöht und durch nachfolgende Verkleinerung wiederum das Aufhören der Sichtbarkeit der Körner für mich bestimmt zu 11, 10 mm. Das Huhn hört auf zu picken bei 13 mm.

Nun wird wiederum das Zimmer für 10 Minuten verdunkelt, und die Versuche werden dann in gleicher Weise wie vorher wiederholt.

Die Körner fangen bei zunehmender Belichtung an, für mich sichtbar zu werden bei: $4^1/_2$, $4^1/_2$, 4 mm; sie hören bei abnehmender Belichtung auf, sichtbar zu sein bei: $5^1/_2$, 5, 4, 4 mm.

Das Huhn fängt bei zunehmender Belichtung an, zu picken bei: 5, 6 mm; es hört bei abnehmender Belichtung auf, zu picken bei: $4^1/_2$, 4 mm.

II. Zwei helladaptierte albinotische Tauben kommen gleichzeitig mit mir ins Dunkelzimmer. Bei Verkleinerung des AUBERTschen Diaphragmas hören die Tiere auf, zu picken bei: $14^1/_2$, $16^1/_2$, 14 mm. Für mich liegt die Grenze der Sichtbarkeit der Körner (extrafoveal) bei: 15, 15 mm.

(Bei anderen Versuchen solcher Art lag die Pickgrenze für die Tauben um einige Millimeter höher als die Sichtbarkeitsgrenze für mich.)

Die Versuche werden nun an dem Apparate mit Irisblende fortgesetzt. Nach 10 Minuten Dunkeladaptation hören die Tiere auf, zu picken bei: (13, 5,) $8^1/_2$, 6, 8, 8 mm.

Für mich liegt nach gleich langer Dunkeladaptation die Grenze der Sichtbarkeit der Körner bei: $7^1/_2$, 7, 8 mm.

Ich bleibe nun mit den beiden Tieren 20 Minuten im völlig dunklen Raume. Danach ist die Pickgrenze für die Tauben bei: 2, $1^1/_2$, $1^1/_2$, 2 mm. Für mich ist die Grenze der Sichtbarkeit der Körner (extrafoveal) bei: $3^1/_2$, $3^1/_2$, $3^1/_2$ mm. (Foveal konnte ich selbst bei $9^1/_2$ und 12 mm die Körner noch nicht sicher sehen.)

Aus meinen Versuchen geht hervor, daß gut dunkeladaptierte Hühner bei beträchtlich geringeren Lichtstärken picken als helladaptierte. Die Pickgrenze ist für sie im allgemeinen nicht oder nur um ein Unbedeutendes höher als die extrafoveale Sichtbarkeitsgrenze der Körner für ein 1—2 Stunden dunkeladaptiertes menschliches Auge. Die Tiere picken dann also Körner, die dem hell- oder kurz dunkeladaptierten Menschenauge noch unsichtbar sind.

---

1) Bei anderen Versuchsreihen wurde öfter wahrgenommen, daß die Pickgrenze für das helladaptierte Huhn um einige Millimeter höher lag als die Sichtbarkeitsgrenze für mich bei gleichem Adaptationszustande.

Der große Unterschied in der Sichtbarkeit der Körner für hell- und für dunkeladaptierte Vögel kommt bei dem folgenden Versuche hübsch zum Ausdrucke, bei dem ein Auge eines Huhnes gut dunkel, das andere hell adaptiert wird: Streut man auf einem mattschwarzen, gleichmäßig schwach belichteten Tuche etwa Weizenkörner so aus, daß sie eine lange Linie bilden, so pickt ein beiderseits gut dunkeladaptiertes Huhn, das man vor die Mitte dieser Linie setzt, sofort in angenähert gleicher Weise nach rechts und nach links der Linie entlang. Belichtet man nun das eine Auge des Tieres etwa $^1/_2$—1 Minute lang genügend stark, während man das andere möglichst vor Licht schützt, so pickt das rasch wieder vor die Mitte einer solchen Futterlinie gesetzte Huhn jetzt stets nur nach der Seite des dunkeladaptierten Auges. Hat es die Körner dieser Hälfte alle genommen, so bleibt es ruhig stehen oder beginnt zu scharren, wie es zu tun pflegt, wenn es keine Körner mehr sieht. Die auf der Seite des helladaptierten Auges liegenden Körner läßt es unberührt, bis es etwa eine Kopfbewegung macht, durch die sie in das Gesichtsfeld des dunkeladaptierten kommen.

Adaptationsversuche am Falken und Bussard lehrten, daß diese, wenn die Belichtung in der geschilderten Weise abnimmt, zunächst schlechter sehen als der Mensch unter gleichen Bedingungen der Belichtung und Adaptation. Die Zunahme der Lichtempfindlichkeit durch Dunkeladaptation geht bei ihnen wohl etwas langsamer vor sich als bei uns; ihr Gesamtumfang, soweit er in unseren Versuchen zum Ausdrucke kommt, ist anscheinend nicht viel kleiner als jener im menschlichen Auge.

Farbensinn und Adaptation bei Nachtvögeln.

Weitere Versuchsreihen aus den neuen Gesichtspunkten stellte ich bei Nachtvögeln an, vorwiegend bei Ohreulen, Steinkäuzen und Waldkäuzen.

Bringt man eine Ohreule, die mehrere Stunden im Sonnenlichte gesessen hatte, vor das auf einer schrägen, mattschwarzen Fläche entworfene, mäßig lichtstarke Spektrum, in dem an langen, schwarzen Drähten weißliche Fleischstücke bewegt werden, so schnappt sie sofort nach dem Fleische, wenn dies im Rot, Gelb, Grün oder Blaugrün des Spektrums sichtbar gemacht wird. Am langwelligen Ende reicht das Spektrum für sie angenähert ebenso weit wie für uns, die Ohreule schnappt nach dem Fleische, sobald dieses im äußersten Rot eben für uns sichtbar wird. Am kurzwelligen Ende sieht das helladaptierte Tier das Spektrum weiter als die Tagvögel, wird aber im Blau und Violett unsicher oder hört wohl auch ganz auf, nach hier bewegtem Fleische zu schnappen. Somit scheint das Spektrum für die helladaptierte Ohreule am kurzwelligen Ende deutlich, wenn auch verhältnismäßig weniger verkürzt als für die Tagvögel; längere Zeit dunkeladaptierte Ohreulen schnappen auch im Blau und Violett nach dem bewegten Fleische. Im genügend lichtschwachen Spektrum schnappen sie im allgemeinen nur an den für mein dunkeladaptiertes Auge hellsten Stellen; die nach dem langwelligen Ende gelegenen, weniger hellen Fleischstücke wurden in der Regel nicht genommen, wohl aber öfters noch solche, die ein wenig nach dem kurzwelligen Ende von der für mich hellsten Stelle lagen. Die für die dunkeladaptierten Ohreulen hellste Stelle im lichtschwachen Spektrum fällt also mit jener für unser unter gleichen

Bedingungen sehendes Auge annähernd zusammen, jedenfalls kann sie nur um ein Unbedeutendes nach dem kurzwelligen Ende von dieser verschoben sein.

Zu Untersuchungen über die Dunkeladaptation der Nachtvögel stellte ich in der Regel einen Glaskäfig mit vertikaler, mattschwarzer Rückwand in passendem Abstande von der AUBERTschen Blende auf und bewegte die weißlichen Fleischstücke vor dem schwarzen Grunde.

Die Beobachtungen bei stark herabgesetzter Lichtstärke waren hier schwieriger als mit Hühnern, bei welchen ich vielfach nach dem Gehör feststellen konnte, wann sie zu picken aufhörten. Daher verfuhr ich bei den Eulen meist so, daß ich an meine Hand einen mattschwarzen Tuchhandschuh zog, der den Zeigefinger frei ließ, und auf die Fingerkuppe kleine Fleischstücke legte, die ich vor dem Kopfe des Tieres bewegte. Auch bei diesen Versuchen schnappten die Tiere im allgemeinen nur dann nach dem Fleische, wenn sie es sahen, und ich konnte die Schnappgrenze einigermaßen nach dem Gefühle ermitteln. Unter gleichen Bedingungen stellte ich die Grenze der Sichtbarkeit des bewegten Fingers für mein Auge fest.

Ein Protokoll möge die Einzelheiten eines derartigen Versuches erläutern.

Bei 2 Ohreulen, die 6 Stunden im hellen Sonnenlichte gesessen hatten, wurde von 5 zu 5 Minuten die Schnappgrenze bestimmt, dazwischen war das Zimmer ziemlich vollständig verdunkelt.

Zeit nach Eintritt ins Dunkle	Sichtbarkeitsgrenze für mein Auge	Schnappgrenze für die beiden Ohreulen I	II
5 Minuten	30 mm	schnappt nicht bei 33 mm	schnappt bei 33 mm nicht bei 30 „
10 „	16 „	schnappt bei 21 mm unsicher	schnappt bei 18 mm nicht bei 15 „
15 „	8 „	Grenze bei 15 mm	Grenze zwischen 12 und 14 mm
20 „	8 „	Grenze zwischen 13 und 14 mm	Grenze bei 12 mm
25 „	$7^1/_2$ „	Grenze zwischen 12 und 13 mm	Grenze zwischen 9 und 10 mm
30 „	$7^1/_2$ „	Grenze zwischen 10 und 11 mm	Grenze bei 8 mm

Diese wie alle meine anderen Versuche zeigen, daß auch nach mehrstündigem Aufenthalte an der Sonne die Lichtempfindlichkeit durch Dunkeladaptation bei den Ohreulen in der ersten halben Stunde rasch zu beträchtlicher Höhe ansteigt, danach verhältnismäßig nicht mehr viel zunimmt. Der Gesamtumfang der Dunkeladaptation scheint, soweit unsere Versuche ein Urteil gestatten, nicht viel größer zu sein, als jener im menschlichen Auge.

Ueber das Pupillenspiel der Vögel.

In weiteren Versuchsreihen untersuchte ich die Wirkung farbiger Lichter auf die Pupillenweite der Tag- und der Nachtvögel bei verschiedenen Adaptationszuständen. Zunächst ging ich meist in der folgenden Weise vor: das genügend breite und lichtstarke Spektrum einer Bogenlampe wurde auf einem großen, mattschwarzen Schirme entworfen, in dem an passender Stelle ein

rechteckiger, mittels Schiebers leicht zu verdeckender Ausschnitt von 8 mm Breite und 3 cm Höhe angebracht war, durch den also immer nur ein verhältnismäßig kleiner Teil der Strahlen des Spektrums treten konnte.

In einer ersten Versuchsreihe wurden Schirm und Auge jeweils so verschoben, daß die verschiedenen farbigen Lichter der Reihe nach auf letzteres fielen; ich beobachtete die bei plötzlicher Belichtung mit diesen eintretende Pupillenverengerung. In anderen Versuchsreihen blieben der Schirm mit dem Ausschnitte und das Auge unbewegt, und es wurde die Farbe des durch ersteren tretenden Lichtes durch kleine rasche Verschiebungen einer passend aufgestellten Linse geändert; hier ermittelte ich also nicht die bei Belichtung des vorher verdunkelt gewesenen Auges eintretende Pupillenänderung, sondern jene bei Wechsel der Farbe des das Auge beständig treffenden Lichtes. Indem ich die Spaltbreite und den Abstand, in dem die Untersuchung erfolgte, vielfach änderte, konnten die Versuche bei sehr verschiedenen Lichtstärken der Reizlichter vorgenommen werden.

Diese Beobachtungen erweiterte ich später durch solche mittels der oben erwähnten photographischen Methode, die gestattete, den Einfluß der verschiedenen farbigen Lichter auf die Pupille in Momentaufnahmen festzuhalten und, indem diese bei passender Vergrößerung ausgemessen wurden, noch kleinere Unterschiede sicher festzustellen als das zuerst benutzte Verfahren.

Trotzdem die Vogeliris auf Licht beträchtlich rascher reagiert als die menschliche, war doch die Dauer meines Blitzlichtes kurz genug zur Erzielung scharfer Pupillenbilder. Die Ergebnisse zahlreicher solcher Serienaufnahmen stimmten in allen wesentlichen Punkten untereinander und mit den Ergebnissen der vorher benutzten Methoden überein. Es ergab sich im wesentlichen folgendes:

Am dunkeladaptierten Auge der Tagvögel (Hühner, Tauben, weiße Dohlen) ruft das äußerste Rot des Spektrums nur geringe Pupillenverengerung hervor, gegen das Orange zu wird diese ausgiebiger und ist im rötlichen Gelb und Gelb am stärksten. Im Grüngelb nimmt sie oft schon etwas ab, die Abnahme ist hier um so deutlicher, je weniger weit die Dunkeladaptation vorgeschritten ist; bei sehr ausgiebiger Dunkeladaptation ist der Unterschied zwischen der Verengerung im Grüngelb und jener im Rotgelb oft sehr geringfügig, nie fand ich sie im Grüngelb stärker als im Rotgelb. Bei gut dunkeladaptierten Tagvögeln ist die Reaktion im Grün und Blau noch deutlich, aber schwächer als im Gelb und Rotgelb.

Bei dunkeladaptierten Nachtvögeln bewirkt das äußerste Rot des Spektrums geringe Verengerung, diese nimmt nach dem Orange hin deutlich zu, doch konnte ich leicht ein Gelbrot finden, das bei der dunkeladaptierten Taube deutliche Verengerung hervorrief, aber noch ohne Wirkung auf die Pupille der dunkeladaptierten Ohreule war. Die Pupillenverengerung nimmt im Gelb zu und wird im Gelbgrün noch ausgiebiger; hier und im Grün ist sie am stärksten. Im Blau und Violett, wo die direkte Beobachtung des Pupillenspieles ziemlich schwierig wird, sah ich noch Verengerung eintreten, die aber deutlich geringer war als im Grün.

Einige Zahlen mögen das Gesagte erläutern. Für 3 Tauben erhielt ich bei solchen Serienaufnahmen (an den um das 8-Fache vergrößerten Pupillen) folgende Werte:

No.	Rot (nahe dem langwelligen Spektrumende) mm	Orange mm	Gelb mm	Gelb-grün mm	Grün mm	Grün-blau mm	Blau mm	Violett mm
I	41	31,5	31,5	34	34,5	38	38	41
II	33,6	30,8	28	35	—	—	—	—
III	37,44	—	34,84	36,4	—	—	—	—

Bei einer jungen Ohreule maß die 8-fach vergrößerte Pupille im

Rotgelb	Gelbgrün	Grün	Blaugrün	Violett
60,72 mm	56,32 mm	47,5 mm	53,68 mm	58,96 mm

Andere Serien ergaben im wesentlichen ähnliche oder die gleichen relativen Werte.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Kurve der pupillomotorischen Reizwerte für Tagvögel (Huhn und Taube) ihr Maximum in der Gegend des rötlichen Gelb bis Gelb hat. Sie fällt von hier nach beiden Enden allmählich ab, nach dem kurzwelligen um so steiler, je weniger weit die Dunkeladaptation vorgeschritten ist. Für das dunkeladaptierte Auge der Nachtvögel liegt das Maximum im Gelbgrün bis Grün und fällt nach dem kurzwelligen Ende langsamer ab. Sie ist hier der Kurve der weißen Valenzen Herings und der Sachsschen motorischen Valenzkurve für das dunkeladaptierte normale Menschenauge ähnlicher. Durch Vorsetzen eines passend gefärbten rötlichgelben Glases vor das Nachtvogelauge kann dessen motorische Valenzkurve jener für die Tagvögel insofern ähnlich gemacht werden, als jetzt auch für Nachtvögel das Maximum des motorischen Reizwertes im Rotgelb bis Gelb liegt und die Kurve nach dem kurzwelligen Ende verhältnismäßig rasch abfällt.

Bei den photographischen Aufnahmen der Ohreulenpupillen im Blau und Violett des Spektrums ist folgendes zu berücksichtigen: Die Linsen dieser Tiere sehen im auffallenden Tageslicht oft graulich aus, auch wenn sie im durchfallenden klar erscheinen. Dieser graue Reflex ist z. B. so stark, daß bei meinen Blitzlichtaufnahmen die Pupille (im Positivabzuge) heller erschien, als die gelbe Iris. Es scheint, daß hier Fluoreszenz der Linse mit im Spiele sein kann, die wesentlich durch die blauen, violetten und ultravioletten Strahlen des Spektrums hervorgerufen wird. Doch fand ich bei sehr jungen Eulen die Linse, auch am frisch eröffneten Auge, insbesondere in ihren mittleren Teilen im durchfallenden (auch im homogenen gelben oder roten) Lichte trübe, grau. Dieser Schimmer kann also nicht durch Fluoreszenz bedingt sein. Die einschlägigen Verhältnisse bedürfen noch weiterer Untersuchung.

Bestrahlt man mit dem Lichte einer Bogenlampe, vor der sich ein für ultraviolette Strahlen gut durchlässiges Blauuviolglas befindet, ein Ohreulenauge, so sieht man die Pupille in einem bestimmten grauen Tone. Wird nun noch eine nahezu farblose (bezw. nur schwach gelbliche) Schwerstflintglasplatte, die die ultravioletten Strahlen zum größten Teile zurückhält, vor die Lichtquelle geschoben, so erscheint das Pupillargebiet etwas dunkler grau, und die Pupille wird etwas weiter, bei Wegziehen der Schwerstflintglasplatte wird es wieder heller grau, und die Pupille verengt sich deutlich. Da die blauen Strahlen durch das Schwerstflintglas nur in sehr geringem Maße absorbiert werden, so macht der Versuch wahrscheinlich, daß die Aenderungen

der Pupillenweite hier wenigstens zum Teile auf einer Mehrung bezw. Minderung der Fluoreszenz der Linse durch die größeren bezw. geringeren Mengen ultravioletten Lichtes beruhen. (Eine Wirkung solcher auch durch Vermittelung der Netzhaut ist natürlich nicht ausgeschlossen, kommt aber wohl erst in zweiter Linie in Betracht, da die ultravioletten Strahlen in der Linse zu einem großen Teile zurückgehalten werden.)

Es ist nach dem Gesagten nicht ausgeschlossen, daß in den blauen bezw. violetten Strahlen des Spektrums, soweit auch diese Fluoreszenz der Linse hervorzurufen vermögen, die Pupille eben hierdurch etwas enger werden kann, als es ohne solche Fluoreszenz der Fall wäre; die motorische Valenzkurve für solche Eulenaugen würde infolge davon am kurzwelligen Ende langsamer absinken, als es in Augen mit weniger starker Fluoreszenz der Linse der Fall wäre. (Gelegentlich, aber keineswegs regelmäßig sah ich an den Augen sehr junger Eulen bei Belichtung mit ultraviolettreichem Lichte an der Pupille fortgesetzt lebhafte Zuckungen auftreten, die bei Vorschieben des Schwerstflintglases mehr oder weniger vollständig schwanden, nach Wegziehen desselben wieder lebhaft einsetzten.) —

Untersuchungen über die pupillomotorische Wirkung spektraler Lichter auf das Vogelauge waren bisher nicht vorgenommen worden. Versuche mit farbigen Glaslichtern hatte Abelsdorff (1900) an den Augen von Haustauben und Steinkäuzen bezw. Ohreulen angestellt. Er fand bei abwechselnder Bestrahlung mit gleich hellem Blau und Rot bei der Taube Pupillenverengerung im Rot, bei den Nachtvögeln dagegen im Blau. Letzteres war nicht nur dann der Fall, wenn das Blau einem total farbenblinden Menschen heller erschien als das Rot, sondern auch dann, wenn durch Uebereinanderlegen mehrerer blauer Scheiben für diesen das Blau mit dem Rot gleich hell gemacht wurde. Abelsdorff bringt diese relative Ueberwertigkeit blauer Strahlungen mit dem Mangel stärker gefärbter Oelkugeln und des Maculapigmentes in der Eulennetzhaut in Zusammenhang.

Bei meinen photographischen Beobachtungen mußte ich mich auf dunkeladaptierte Vögel beschränken, da die Helladaptation das Pupillenspiel der von mir untersuchten Arten störend beeinflußte: Tagvögel wie Nachtvögel, die einige Stunden in einem genügend hellen Raume oder etwa im Freien an der Sonne gesessen hatten, zeigen, ins Dunkle gebracht, selbst in ziemlich lichtstarken Spektren zunächst keine Spur von Pupillenverengerung, die Pupille ist für solche Lichter weit und starr, die mit dem Lidschlage synergische Pupillenreaktion aber sehr deutlich vorhanden. Belichtung mit genügend hellem Tageslichte ruft zwar in solchen helladaptierten Augen deutliche Verengerung hervor, doch fand ich bei helladaptierten Käuzchen selbst das für mein Auge sehr helle Licht eines elektrischen Augenspiegels in der ersten Zeit nach Eintritt ins Dunkle noch ohne Wirkung auf die Pupille. Ist nur ein Auge des Vogels helladaptiert, das andere durch Verbinden dunkeladaptiert, so ist bei Bestrahlung mit den fraglichen Lichtern die Pupille des ersteren starr, während die andere lebhaft reagiert. Blieben die Tiere nun einige Zeit im Dunkeln, so zeigte sich der erste Beginn der Belichtungsreaktion bei den Nachtvögeln später als bei den Tagvögeln: bei ersteren war, wenn sie an der Sonne gesessen hatten und dann ins Dunkle kamen, selbst nach $^1/_2$ Stunde noch keine Reaktion bei Bestrahlung mit meinen homogenen Lichtern

zu erzielen, während bei verschiedenen Tagvögeln eine solche in der Regel schon nach wenigen Minuten deutlich, wenn auch zunächst noch nicht sehr ausgiebig war.

Wurde ein durch viele Stunden dunkel gehaltener Nachtvogel, dessen Pupille bei Bestrahlung mit den fraglichen spektralen Lichtern sich deutlich verengte, für 10 Sekunden an das Sonnenlicht gebracht, so war danach bei Bestrahlung mit den gleichen Lichtern im Dunkelzimmer die Pupille starr, zeigte aber schon nach kürzerem Dunkelaufenthalte wieder Beginn der Reaktion. Bei einer Ohreule, die ich nach langem Dunkelaufenthalte 50 Sekunden lang an das helle Sonnenlicht hielt, war die Pupille für meine spektralen Lichter nach etwa 20 Minuten noch starr, nach 50 Minuten reagierte sie lebhaft.

Auch bei Tagvögeln, insbesondere bei albinotischen Tauben, kann eine kurze Helladaptation genügen, um das Pupillenspiel auf Lichteinfall für einige Zeit wesentlich abzuschwächen. Nach Belichtung während $^1/_2$—1 Minute ist es bei Hühnern und Tauben zuweilen ganz aufgehoben, kehrt aber bei Dunkelaufenthalt bald, zunächst in geringem Umfange, zurück. Bei einem gut dunkeladaptierten Mäusebussard, dessen Pupille sich im Grün meines Spektrums lebhaft verengte, blieb, nachdem ich ihn 50 Sekunden an die helle Sonne gehalten hatte, die Reaktion in dem gleichen grünen Lichte für ca. $^1/_2$ Stunde vollständig aus.

Indem ich nun die Helladaptation meiner Vögel passend abstufte, konnte ich es dahin bringen, daß ihre Pupillen nur durch Strahlen aus einem bestimmten Bezirke des Spektrums verengt wurden, in den übrigen Lichtern des gleichen Spektrums aber starr blieben. Ich fand so, daß an den Augen der Nachtvögel das Grün oft deutliche Verengerung hervorruft in einem Stadium, wo das Blau und Rotgelb des gleichen Spektrums fast ohne Wirkung auf die Pupille ist; dagegen trat in den Augen passend adaptierter Tagvögel die erste wahrnehmbare Pupillenverengerung stets im Rotgelb bis Gelb auf und war hier oft schon deutlich, während sie im Grün des gleichen Spektrums noch unmerklich war.

Auf die Bedeutung dieser Pupillenbefunde für die Frage nach den pupillomotorischen Reflexbahnen wird im zweiten Abschnitte einzugehen sein. —

Mehrfach ist versucht worden, über die uns beschäftigenden Fragen nach dem Sehen der Tiere durch das Studium der Aktionsströme Aufschluß zu erhalten. Bei Tagvögeln und bei Reptilien haben solche Versuche genügend verwertbare Resultate nicht ergeben; bei Schildkröten konnte Nagel (1902) bei starker Belichtung mit elektrischer Glühbirne nur äußerst schwache Aktionsströme wahrnehmen, Hühner sollten einer durch Zunahme der Aktionsströme gekennzeichneten Empfindlichkeitssteigerung durch Dunkelaufenthalt nur in minimalem Maße fähig sein. Das schwache Dämmerlicht des Beobachtungsraumes bei den Versuchen von Himstedt und Nagel (1902) bewirkte „beim Frosch eine recht deutliche, bei der Eule eine sehr starke, beim Huhn gar keine Schwankung des Dunkelstromes“. Piper (1905) fand bei Untersuchung des elektromotorischen Verhaltens der Netzhäute für Tagvögel die stärkste Wirkung bei 600 $\mu\mu$, für Nachtvögel bei 540 $\mu\mu$.

Einige Folgerungen, die sich für die Lehre vom Sehen der Vögel aus den mitgeteilten Befunden ergeben.

Die von mir gefundenen Tatsachen über Sehen und Pupillarreaktion der Vögel werden am einfachsten verständlich durch die Annahme, daß der durch die farbigen Strahlungen ausgelöste Prozeß im perzipierenden Apparate des Huhnauges ein ähnlicher oder der gleiche ist, wie im normalen Menschenauge. Die Unterschiede, die wir in den hier in Betracht kommenden Punkten zwischen dem Verhalten des Huhnauges und dem des menschlichen finden, sind wesentlich kleiner, als z. B. der Unterschied zwischen einem normalen und einem total farbenblinden oder einem rotgrünblinden Auge mit Verkürzung des Spektrums am langwelligen Ende (= relativ blausichtigen Rotgrünblinden): Untersuchte ich gleichzeitig einen solchen und ein Huhn, so pickte letzteres in der Nähe des langwelligen Spektrumendes noch Körner, die für jenen rotgrünblinden Menschen nicht sichtbar waren.

Dagegen würde sich ein relativ gelbsichtiges rotgrünblindes Huhn bei den Pickversuchen (wie auch hinsichtlich seiner Pupillenreaktion) ähnlich verhalten, wie die Hühner in meinen Versuchen. Wenn es auch wenig wahrscheinlich war, daß Hühner rotgrünblind seien, schien es doch wünschenswert, zur Entscheidung auch dieser Frage weitere Methoden auszuarbeiten: Es gelang mir, Hühner mit einem Verfahren zu untersuchen, das im wesentlichen der für das Menschenauge viel benützten Seebeck-Holmgrenschen Wollprobe entspricht. Diese besteht bekanntlich darin, daß man dem zu Untersuchenden aus einer größeren Menge verschiedenfarbiger Wollbündel z. B. ein für uns leicht gelblich rotes vorlegt und ihn auffordert, von den anderen Bündeln die ihm ähnlich erscheinenden auszusuchen und zu dem ersteren zu legen. Während der Normale nur vorwiegend rote Bündel auswählt, wird der Rotgrünblinde auch für uns braune und gelblichgrüne Bündel zu jenen gelblichroten legen. Der zu Untersuchende braucht bei solchem Vorgehen keine Auskunft darüber zu geben, wie ihm die vorgelegten Farben erscheinen, wir erfahren, ohne daß er ein Wort spricht, ob er farbentüchtig oder rotgrünblind ist.

Katz und Révész zeigten (1908), daß Hühner, vor eine schwarze Fläche gebracht, auf der etwa Reiskörner aufgeklebt und Weizenkörner lose aufgestreut werden, rasch lernen, daß nur das Picken nach letzteren für sie von Erfolg ist. Sie stellen daher das Picken nach den Reiskörnern bald ein; auch wenn diese jetzt nur lose ausgestreut werden, lassen sie sie unberührt. Die Autoren machten mit dieser „Klebemethode" eine Reihe psychologischer Beobachtungen und gaben auch an, das Verfahren könne, bei Benützung gefärbter Futterkörner, zur Untersuchung des Farbensinnes bei Hühnern dienen. Aber gerade die in dieser Richtung von ihnen angestellten Versuche können, wie das Folgende zeigt, über den Farbensinn der Hühner keinerlei Aufschluß geben.

Sie schreiben bei Schilderung ihrer Versuche mit gefärbtem Reis: „Wir stellten mit jeder Farbe (rot, blau, grün) farbige Reiskörner in verschiedenen Sättigungsstufen her (1, 2, 3, . . .): Nach den angestellten Versuchen unterscheidet ein Huhn beispielsweise Rot_3 von Rot_2, $Blau_3$ von $Blau_2$, $Grün_3$ von $Grün_2$, sowie Rot_2, $Blau_2$, $Grün_2$ von Weiß. Von Graunuancen, die wir uns durch Färben der Reiskörner mit Tusche hergestellt hatten, wurden unterschieden: $Grau_4$ von $Grau_3$, $Grau_3$ von $Grau_2$, $Grau_2$ von Weiß.

Zum Vergleich mit der Unterschiedsempfindlichkeit des menschlichen Auges sei gesagt, daß wir beispielsweise einzelne Körner von den Nuancen Rot_2, $Grün_2$, $Blau_2$ und $Grau_2$ eben noch von weißen Reiskörnern unterscheiden konnten, mit denen sie vermischt waren."

Der Umstand, daß das Huhn bei den angeführten Versuchen die verschieden gefärbten Reiskörner unterscheidet, beweist nicht, daß es Farben wahrnimmt, worauf es uns hier allein ankommt. Denn auch ein Huhn mit den Sehqualitäten eines total farbenblinden Menschen wird bei den angeführten Versuchen die Körner nach ihrer verschiedenen Helligkeit leicht unterscheiden und, wenn es gewöhnt worden war, die weißen Körner liegen zu lassen, die für uns blauen, grünen und roten nur deshalb picken, weil sie ihm (mehr oder weniger dunkel) grau erscheinen.

Um Hühner nach dem Prinzip der SEEBECK-HOLMGRENschen Wollprobe mit farbigem Futter zu untersuchen, färbte ich große Mengen von Reiskörnern in geeigneter Weise mit verschiedenen Pigmenten. Ich klebte dann auf eine mattschwarze Fläche gelblichrote Körner und streute dazwischen die verschiedenen grünen und grauen aus. Das Huhn ließ schon bald sämtliche vorwiegend roten Körner liegen, auch wenn diese zwischen den andersfarbigen nur lose ausgestreut wurden. Brachte ich das Tier im Dunkelzimmer vor eine Reihe nicht aufgeklebter, auf mattschwarzer Unterlage ausgestreuter weißer Reiskörner, die ich durch die Strahlen des Spektrums gefärbt hatte, so ließ es auch hier die gelbroten und roten unberührt. Gleichzeitig mit dem Huhn untersuchte ich einen sogenannten Grünblinden (= relativ gelbsichtigen Rotgrünblinden), dem ich von den verschieden gefärbten Reiskörnern gelblich- und bläulichrote vorlegte; ließ ich ihn aus der bunten Menge der übrigen Körner die ihm ähnlich erscheinenden aussuchen, so legte er gelblichgrüne mit den gelblichroten, blaßblaue mit den bläulichroten zusammen usw. Für diesen Rotgrünblinden waren also verschieden gefärbte Körner ähnlich oder gleich, die das Huhn mit voller Sicherheit unterschied.

Nur für ein Auge mit den Sehqualitäten eines normalen Menschen haben die verschieden roten Körner das gemeinsame Merkmal der vorwiegenden Rötlichkeit; meine Versuche schließen die Möglichkeit einer Rotgrünblindheit bei den untersuchten Hühnern aus und bilden eine neue Stütze für die Richtigkeit meiner Auffassung, daß ihre Sehqualitäten jenen des normalen Menschen ähnlich oder gleich sein dürften.

Bekanntlich sind 3—4 Proz. aller Männer rotgrünblind. Auf dem hier eingeschlagenen Wege könnte unschwer durch Untersuchung einer größeren Zahl von Hühnern (bezw. Hähnen) festgestellt werden, ob auch bei diesen Tieren partielle Farbenblindheit vorkommt. Sollte dies der Fall sein, so wäre damit auch ein einfacher Weg gegeben, der Frage nach etwaigen anatomischen Eigentümlichkeiten solcher farbenblinder Augen näher zu treten. —

Allen von mir untersuchten Vogelarten gemeinsam ist die Verkürzung des Spektrums am kurzwelligen Ende; am ausgesprochensten finden wir diese bei Tagvögeln, wo sie bis in die Gegend des Blaugrün reicht; sie ist bedingt durch die farbigen Oelkugeln, die in der Vogelnetzhaut zwischen Außen- und Innenglied der

Zapfen eingelagert sind. Eine ähnliche, aber noch höhergradige Verkürzung konnte ich bei Schildkröten nachweisen; die Verschiedenheiten im Grade der Verkürzung entsprechen den Verschiedenheiten der vorwiegenden Färbung der Oelkugeln (s. u.). Bei Nachtvögeln finden wir die meisten Oelkugeln durchschnittlich nur verhältnismäßig schwach gelb bis braun gefärbt, und dementsprechend ist hier das Spektrum weniger verkürzt als bei Tagvögeln.

Von der Verschiedenheit der Färbung der Oelkugeln geben die auf Taf. I zusammengestellten, nach Flächenpräparaten frischer Netzhäute ausgeführten Bilder eine Vorstellung. Figur a zeigt die farbigen Oelkugeln in dem beim Picken vorwiegend in Betracht kommenden hinteren oberen Netzhautabschnitte des Huhnes; Figur b zeigt die Oelkugeln einer jungen Ohreule, Figur c und d jene einer Taube (mit dem Zeichnenapparat nach Gefrierschnitten aufgenommen), Figur e die einer Schildkröte (vgl. p. 589). (Die Färbungen der Oelkugeln sind möglichst getreu wiedergegeben; die mir bekannten Abbildungen derselben in früheren Abhandlungen sind zum Teile unzutreffend.)

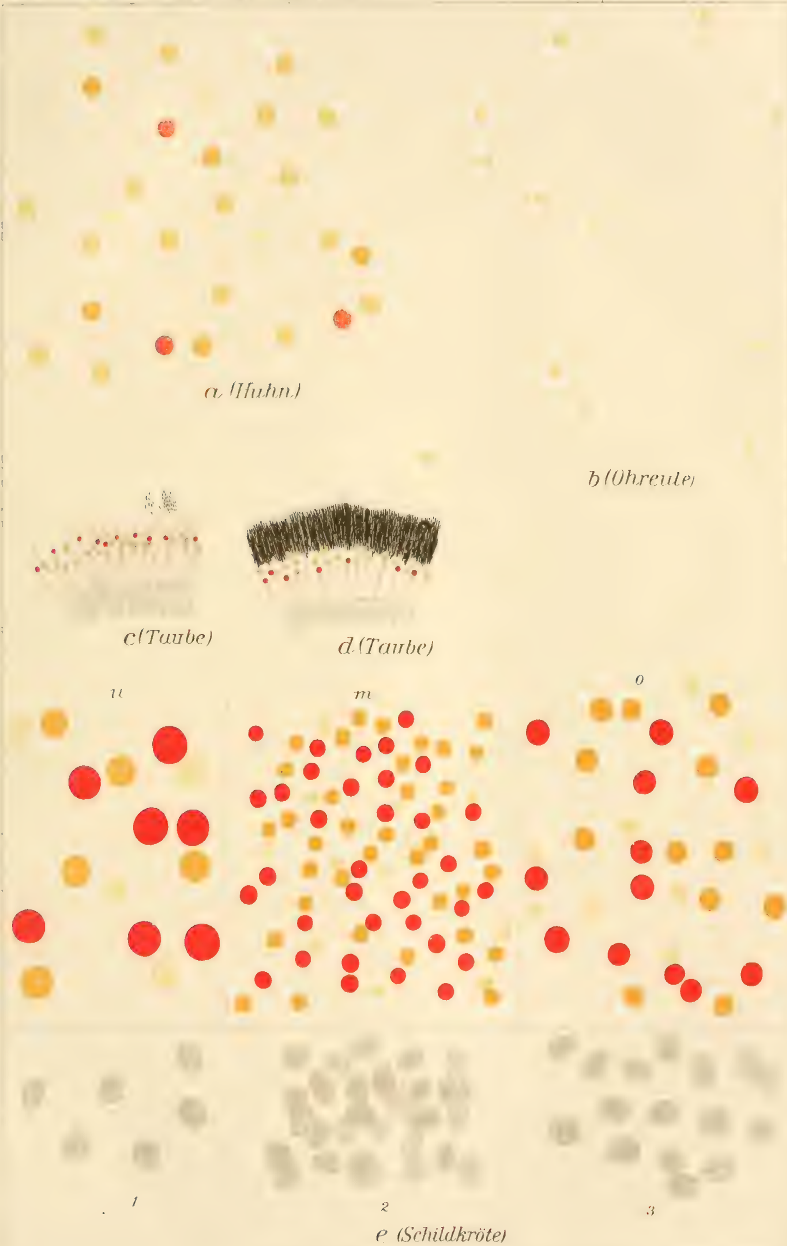
Die fraglichen Verschiedenheiten zwischen Tagvogel- und Schildkrötenaugen lassen sich nach einer später (s. p. 584) zu beschreibenden Methode sogar bis zu einem gewissen Grade m e s s e n d bestimmen. Hier genüge die Angabe, daß bei Bestrahlung von weißen Körnern auf schwarzem Grunde mit dem durch ein Grünfilter gefärbten Lichte einer Glühlampe die Hühner die Körner erst bei dem 9—16-fachen jener Lichtstärke sehen, bei welcher sie für mein Auge an der Grenze der Sichtbarkeit sind.

Sämtliche bisher von mir gefundenen Tatsachen weisen darauf hin, daß die untersuchten T a g v ö g e l d i e W e l t d e r F a r b e n u n g e f ä h r s o s e h e n, w i e w i r, w e n n w i r u n s e r e A u g e n m i t r o t g e l b e n G l ä s e r n b e w a f f n e n. Ich habe wiederholt Spektrumversuche, wie die oben geschilderten, an meinen eigenen Augen angestellt, nachdem ich sie mit passenden rotgelben Gläsern versehen hatte. Die Grenze des Spektrums am langwelligen Ende wird dadurch nicht merklich beeinflußt, während am kurzwelligen eine Verkürzung eintritt, die bei passender Wahl der Gläser jener für das Tagvogelauge ähnlich oder gleich ist, d. h. ich sehe dann die im Spektrum ausgestreuten Körner nur etwa ebenso weit, wie das Huhn sie pickt.

Die mitgeteilten Tatsachen stehen zu verschiedenen, zunächst anscheinend weit ab liegenden Problemen in Beziehung, von welchen einige hier kurz berührt werden mögen.

Die Frage nach der F ä r b u n g d e s G e f i e d e r s der Vögel wird man auf Grund unserer Befunde aus neuen Gesichtspunkten in Angriff nehmen können: Wir haben uns daran gewöhnt, die prächtigen Farben vieler Vogelarten als S c h m u c k f a r b e n für die Artgenossen zu betrachten; eine solche Annahme setzt voraus, daß letztere die Farben ähnlich (oder ganz) so wahrnehmen wie wir. Wir wissen jetzt, daß dies nur zum Teile zutrifft. Für die Vögel mit stärker verkürztem Spektrum wird nach unseren Untersuchungen Blau und Violett als S c h m u c k f a r b e kaum in Betracht kommen, was für die Hühner ja im allgemeinen zutrifft.

Es wird von Interesse sein, Vögel mit leuchtend blauem Gefieder in der von mir vorgeschlagenen Weise zu untersuchen: Zeigen diese



Verlag von Gustav Fischer in Jena.

die gleiche Verkürzung des Spektrums bezw. gleich gefärbte Oelkugeln in ihrer Netzhaut wie die Hühner, so werden sie ein für uns leuchtendes Blau an ihren Artgenossen selbst bei heller Beleuchtung weniger schön, mehr schmutzig blaugrau sehen; bei etwas weniger hellem Lichte, bei dem wir aber noch immer ein schönes Blau sehen, wird dieses Vögeln mit verkürztem Spektrum nur als schwach bläuliches Grau bezw. reines Grau erscheinen. Ist aber das Blau ihres Gefieders wirklich als eine Schmuckfarbe aufzufassen, die den Artgenossen ähnlich oder gleich schön blau erscheint, wie uns, so ist zu erwarten, daß die von uns für die Hühner gefundene Verkürzung des Spektrums hier weniger ausgesprochen ist oder vollständig fehlt.

Aus solchen Gesichtspunkten ist vielleicht auch die Tatsache genauerer Untersuchung wert, daß, wenigstens in unseren Gegenden, die in der Natur vorkommenden Früchte, die den Tagvögeln zur Nahrung dienen und so verbreitet werden können, vorwiegend rote, rotgelbe und gelbe Farbe zeigen; die bei uns vorkommenden, für uns blauen Früchte sind, soweit ich übersehen kann, fast durchweg tief dunkel blau, fast schwarz und heben sich schon für unser Auge, in noch höherem Maße für Vogelaugen mit verkürztem Spektrum, mehr durch ihre Schwärzlichkeit als durch ihre Färbung von der Umgebung ab. Ein leuchtend helles Blau gehört bei den in Rede stehenden Früchten, soweit mir bekannt ist, zu den großen Seltenheiten.

Die Frage nach der B e d e u t u n g d e r f a r b i g e n O e l k u g e l n in der Sauropsidennetzhaut ist nicht leicht zu beantworten. Nach meinen Beobachtungen an Vögeln schien mir zunächst die Vermutung am meisten für sich zu haben, daß die Zapfenaußenglieder durch die vorgelagerten farbigen Kugeln möglichst vor der Wirkung kurzwelligen Lichtes geschützt werden sollten, ähnlich, wie die empfindlichsten Teile der Netzhautmitte des Menschen durch das vorgelagerte gelbe Maculapigment geschützt werden. Mit dieser Annahme schien gut in Einklang zu stehen, daß die unter gewöhnlichen Lebensbedingungen verhältnismäßig viel weniger von hellem Lichte getroffenen Zapfen der Nachtvogelnetzhaut nur schwach gefärbte gelbe und braune Oelkugeln enthalten. Doch haben meine Untersuchungen an Schildkröten eine Reihe von Tatsachen aufgedeckt, für welche die angedeutete Vermutung keine befriedigende Erklärung gibt: Wir finden Zapfen mit gelben und roten Oelkugeln in der charakteristischen Anordnung auch bei Schildkröten mit ausgesprochen nächtlicher Lebensweise, und es ist hier insbesondere der Reichtum an roten Oelkugeln auffällig. Wenn wir eine Aufgabe der farbigen Oelkugeln im Schutze gegen Schädigung durch kurzwelliges Licht sehen, so könnte gefolgert werden, daß für einen großen Teil der Zapfen im Schildkrötenauge schon die dem Gelbgrün und Grün entsprechenden Strahlen des Spektrums schädigend wirken, die durch die Oelkugeln von jenen Zapfenaußengliedern mehr oder weniger vollständig zurückgehalten werden. Aber wir finden auf der anderen Seite in den Augen von Reptilien, die vorwiegend in heller Sonne munter sind, wie Eidechsen, nur schwach gelb gefärbte Oelkugeln, deren Färbung noch geringer ist, als die durchschnittliche Färbung der Oelkugeln bei Nachtvögeln.

Somit sind wir noch nicht in der Lage, eine erschöpfende Erklärung für die Färbung der Oelkugeln zu geben. Möglicherweise wirken letztere auch noch nach Art einer Kugellinse, indem sie den

durch Absorption bedingten Ausfall von Licht einigermaßen durch Konzentration der längerwelligen Strahlen auf die Außenglieder ausgleichen.

Was die Verbreitung der farbigen Oelkugeln in der Wirbeltierreihe angeht, so finden wir sie fast ausschließlich bei Reptilien und Vögeln; wohl sind auch bei Fischen und Amphibien ähnliche kugelige Gebilde beschrieben, doch ist ihre Färbung hier durchweg äußerst schwach oder fehlt ganz, so daß eine nennenswerte Absorption bestimmter farbiger Strahlungen in ihnen nicht erfolgt. (Für den Stör sind solche farblose Oelkugeln in den Zapfen schon von M. Schultze [1872] beschrieben.) —

Von besonderem prinzipiellen Interesse sind die adaptativen Aenderungen im Tagvogelauge. Es galt bisher als feststehend, daß die Hühner einer Dunkeladaptation überhaupt nicht fähig seien; bezeichnet man doch vielfach die Hemeralopie oder Nachtblindheit des Menschen, d. i. jene Augenerkrankung, deren wichtigstes Symptom in der Unfähigkeit zur Anpassung an schwache Beleuchtung besteht, als „Hühnerblindheit“. Diese aus Laienkreisen hervorgegangene Auffassung, die sich lediglich auf die Tatsache stützt, daß die Hühner bald nach Sonnenuntergang ihr Lager aufsuchen, hat auch in der Wissenschaft Eingang gefunden und bildet eine wesentliche Stütze der zuerst von Parinaud aufgestellten Theorie der sogenannten Doppelnetzhaut („Zapfennetzhaut und Stäbchennetzhaut“). Diese Theorie nimmt bekanntlich an, daß adaptative Aenderungen des Sehorgans vorwiegend oder ausschließlich durch Aenderungen im Purpurgehalte der Stäbchen zustande kommen, dagegen die Zapfen purpurfrei und einer Dunkeladaptation wenig oder gar nicht fähig seien; der besondere Zapfenreichtum der Tagvogelnetzhäute schien mit ihrer angeblichen Adaptationsunfähigkeit gut in Einklang zu stehen.

Die Behauptung, daß die Hühner nachtblind seien, ist durch meine Untersuchungen widerlegt; es geht aus ihnen hervor, daß der Umfang der adaptativen Aenderungen in diesen zapfenreichen Netzhäuten nicht wesentlich kleiner ist als jener in den Stäbchen führenden Teilen des Menschenauges. Wir werden bei Besprechung des Lichtsinnes der Schildkröten sehen, daß auch an Augen, deren Netzhäute nach den übereinstimmenden Angaben aller Beobachter lediglich Zapfen führen, umfangreiche adaptative Aenderungen sich leicht nachweisen lassen. Damit ist auch die verbreitete Lehre von der angeblichen Adaptationsunfähigkeit der Zapfen endgültig widerlegt.

Die Aenderungen der Lichtempfindlichkeit durch Dunkeladaptation kommen bei unseren messenden Untersuchungen darin zum Ausdrucke, daß lange dunkel gehaltene Tagvögel die vor ihren Augen ausgestreuten Körner noch bei wesentlich geringerer Lichtstärke wahrnehmen, als helladaptierte. Eine Aehnlichkeit mit den entsprechenden Vorgängen im Menschenauge zeigt sich auch darin, daß die Empfindlichkeitszunahme nach Eintritt aus dem Hellen ins Dunkle zunächst ziemlich rasch, weiterhin immer langsamer erfolgt. Ferner geht schon aus meinen Versuchen mit homogenen und Glaslichtern hervor, daß die durch Aenderung des Adaptationszustandes bei abnehmender Belichtung bedingten Helligkeitsänderungen farbiger Lichter, die für das menschliche Auge unter dem Namen des Purkinjeschen Phänomens bekannt sind, bis zu einem gewissen Grade auch für die Augen der von uns untersuchten Tagvögel nachweisbar sind. Da im wesentlichen

Aehnliches auch für die stäbchenfreie Netzhaut der Schildkröte gilt, zeigen meine Beobachtungen zum ersten Male die Unhaltbarkeit der verbreiteten Annahme, nach welcher das PURKINJEsche Phänomen nur durch adaptative Aenderungen in den Stäbchen bzw. in deren Purpurgehalt zustande kommen sollte.

Meine hier erwähnten Beobachtungen an Hühnern wurden später durch ähnliche (aber nur mit Pigmentlichtern angestellte) von KATZ und RÉVÉSZ bestätigt (1908). Im Anschlusse hieran machten sie auch Versuche über den Einfluß der Ermüdung durch farbige Lichter auf die Dunkeladaptation, indem sie Hühner vor den Pickversuchen längere Zeit in farbig bestrahlte Kästen brachten. Es ergab sich, entsprechend dem nach meinen früheren Versuchen zu Erwartenden, daß die Dunkeladaptation der Hühner durch Ermüdung mit den dort benützten farbigen Lichtern eine ähnliche Beeinflussung erfährt, wie jene des Menschenauges.

Vielfach ist in der Literatur von Lichtscheu bei Nachtvögeln die Rede; sie wird, z. B. von MAX SCHULTZE (1866), mit dem Stäbchenreichtum der Netzhaut dieser Tiere in Zusammenhang gebracht. Eine gewisse Verwirrung kann hier, wie mir scheint, dadurch hervorgerufen werden, daß man als „Lichtscheu“ zweierlei verschiedene Zustände bezeichnet: einmal jenen, wo die Dämmerung von den Tieren bevorzugt wird, ohne daß mittlere oder starke Helligkeiten von ihnen störend empfunden werden. Dies wäre z. B. der Fall für solche Tierarten, die nur deshalb in der Dämmerung munter werden, weil sie dann der Gefahr von seiten tagliebender Feinde weniger ausgesetzt sind; wir sehen bekanntlich nicht selten, daß Nachtvögel, die einmal ausnahmsweise bei Tage fliegen, von anderen Vögeln verfolgt werden. Man hört oft sagen, die Nachtvögel seien bei Tage blind und deshalb so hilflos gegen ihre Verfolger; das Folgende zeigt, daß dies nicht richtig ist, sie vielmehr auch bei Tage vorzüglich sehen; vielleicht ist die Hilflosigkeit gegenüber ihren Feinden in dem angeführten Falle nur darauf zurückzuführen, daß sie, gewöhnlich nur bei Nacht fliegend, gewissermaßen nur aus Mangel an Erfahrung sich gegen einen ihnen ungewohnten Feind nicht recht zu verteidigen wissen.

Gewöhnlich versteht man aber unter Lichtscheu das Meiden mittlerer oder größerer Helligkeiten wegen der durch sie hervorgerufenen lästigen Empfindungen, welchen man sich durch Schließen der Lider, Wenden des Kopfes u. a. m. zu entziehen sucht. Diese Art von Lichtscheu hat man zum großen Teile mit einer „Stäbchenerregung“ in Zusammenhang bringen und z. B. die bekannte Lichtscheu der total Farbenblinden mit der Annahme erklären wollen, daß in diesen Netzhäuten nur Stäbchen vorhanden seien. Eine solche Annahme steht aber unter anderem in Widerspruch mit der gleichzeitig vertretenen Meinung, die Stäbchen gäben selbst bei starker Reizung nur die Empfindung eines mäßig hellen Grau, und im hellen Lichte seien die Reizungseffekte der Zapfen in einem großen Uebergewichte. Hiernach müßten viel mehr als die angeblich nur mit Stäbchen sehenden Augen der total Farbenblinden die auch Zapfen führenden normalen lichtscheu sein.

Ueber das Sehen verschiedener Nachtvogelarten im Hellen und ihr Verhalten gegenüber größeren Lichtstärken habe ich unter anderem folgende Versuche angestellt: Bei gewöhnlichem Tageslichte ist die

Pupille des Steinkauzes ungefähr 5—6 mm weit, er hält die Augen weit geöffnet und sieht sofort in einiger Entfernung vorgehaltene Fleischstücke. Hielt ich solchen Tieren an einem sonnigen Wintertage um die Mittagszeit einen großen Planspiegel so vor, daß das Licht der der Sonne zunächst gelegenen Himmelsteile in ihre Augen fiel, so machten sie weder eine Bewegung mit dem Kopfe, durch die sie dem hellen Lichte leicht ausweichen konnten, noch irgendwelche Blinzelbewegung. (Im Dunkeln fand ich sie oft mit mehr oder weniger geschlossenen Lidern sitzen.) Auch bei jenen Versuchen im hellsten Lichte hatte ihre Pupille immer noch einen Durchmesser von $2\frac{1}{2}$—3 mm, während er für die meine unter gleichen Bedingungen weniger als 2 mm betrug; bei dem Versuche, das helle Himmelslicht in gleicher Weise in meine Augen zu spiegeln, hatte ich Mühe, die Lider nicht zu schließen.

Bei Waldkäuzen, die viele Stunden dunkel gesessen hatten, brachte ich plötzlich in der Nacht eine 25-kerzige Glühlampe dicht vor ihren offenen Augen zum Glühen; sie blieben unbeweglich sitzen, ohne auch nur zu blinzeln. Legte ich auf einen Spiegel, der das helle Himmelslicht in das Käuzchenauge warf, ein kleines Fleischstück, so sah das Tier es sofort und schnappte danach. Ohreulen, die 6 bis 7 Stunden an der Sonne gesessen hatten, sahen mich stets von weitem kommen und schnappten sofort nach vorgehaltenen kleinen Fleischstücken. Ein befreundeter Kollege teilte mir folgendes mit: Er hielt Nachtvögel in einem großen Käfig im Freien, etwa 100 m entfernt befand sich unter dem Dache eines Nachbarhauses die kleine Oeffnung eines Taubenschlages; die Eulen sahen sofort, wenn am hellen Tage eine Taube aus dem Schlage kam, und richteten ihre Köpfe nach ihr.

Nach allen diesen Versuchen ist es ausgeschlossen, daß die fraglichen Nachtvögel auch bei für uns blendend hellem Lichte schlecht sehen und durch solche Lichtstärken merklich belästigt werden.

Es ist angegeben worden, daß die durch helles Licht hervorgerufene „Blendung“ dunkeladaptierter Menschenaugen durch starke Zersetzung von Sehpurpur in den Stäbchen zustande komme. Eine Stütze für diese Annahme glaubten Katz und Révész darin sehen zu können, daß bei den purpurarmen Hühnern nichts von Blendung wahrzunehmen ist, wenn sie nach längerem Dunkelaufenthalte ins Helle kommen. Ich selbst habe früher derartige Versuche bei Hühnern so ausgeführt, daß ich die dunkeladaptierten Tiere rasch auf einen großen, das helle Himmelslicht zurückwerfenden Spiegel setzte, auf den ich Weizenkörner ausgestreut hatte: ohne eine Spur von „Blendung“ pickten sie sofort nach dem Futter. Daraus darf aber nicht geschlossen werden, daß die Blendung in stäbchenreichen Augen durch Sehpurpurzersetzung zustande kommen müsse; denn auch die Ohreulen, die ich nach vielstündigem Dunkelaufenthalte vor einen solchen das helle Himmelslicht zurückwerfenden Spiegel setzte, zeigten trotz ihrer verhältnismäßig weiten Pupillen und des großen Purpurreichtums ihrer Netzhäute nichts von Blendung.

Eine ausführliche Darstellung der Anatomie der Vogelnetzhaut gehört nicht an diese Stelle; ich beschränke mich auf die kurze Anführung einiger Tatsachen, die das Verständnis unserer Befunde erleichtern und mehrfache irrige Literaturangaben richtigstellen mögen.

Auch in den letzten Jahren begegnen wir noch der Angabe, daß bei Hühnern die Stäbchen vollständig fehlen und lediglich Zapfen

vorhanden seien, man spricht demgemäß von einer „Zapfennetzhaut" der Tagvögel. Diese Angabe ist irrig. Die Hühner- und Taubennetzhaut enthält stets auch Stäbchen; in den nach vorn und nach unten gelegenen Teilen sind solche sogar nicht eben spärlich. Dagegen finden sie sich in den hinten-oben gelegenen Netzhautpartien, die beim Picken vorwiegend in Betracht kommen, nur in sehr geringen Mengen; ob sie in einem mehr oder weniger großen Bezirke vollständig fehlen oder nur sehr spärlich vorhanden sind, ist noch nicht entschieden. Diese Partie hat infolge Vorwiegens der farbigen Oelkugeln eine schon makroskopisch sichtbare ausgesprochene Färbung, die bei Hühnern mehr gelb, bei Tauben mehr rötlich ist.

Ueber die Netzhaut der Nachtvögel finde ich die ersten Angaben bei Max Schultze (1866): „Die Eulen gleichen fast den Fledermäusen, in ihrer Retina sinken die Zapfen gänzlich zurück, während die Zahl der Stäbchen enorm zunimmt. In der Eulenretina kommen nur in ziemlich großen Zwischenräumen zerstreut Zapfen vor, und überdies drängen sich die Stäbchen mit ihren sehr langen Außengliedern so zusammen, daß sie schwer zu finden sind . . . Die wenigen Zapfen, welche die Eulen besitzen, sind mit blaßgelben oder farblosen Oelkugeln ausgerüstet." Demgegenüber gab W. Krause (1894) an, daß die Eule nicht weniger Zapfen habe als der Falke; er zählte 11897 Oeltropfen auf einem Quadratmillimeter Eulennetzhaut (*Athene noctua*). In neueren physiologischen Abhandlungen (Piper, 1905) begegnen wir aber der Angabe, daß die Augen der Nachtvögel der Zapfen „so gut wie vollständig" ermangeln, daß in ihnen „nur der Stäbchenapparat" vorhanden sei. Greeff (1900) endlich schreibt, bei den Eulen fänden sich „nur einige rudimentär ausgebildete Zapfen".

Bei so widersprechenden Angaben schien mir eine erneute Untersuchung der Frage unerläßlich. Ich fand in der Ohreulennetzhaut eine nicht unbeträchtliche Zahl vorwiegend gelber, daneben in geringerer Zahl brauner Oelkugeln, die etwas größer sind als die des Falken, daneben noch farblose oder schwach grünlich gefärbte Kugeln. In einem kreisförmigen Bezirke von 0,5 mm Durchmesser zählte ich ca. 1000 (gelbe und braune) Oelkugeln. Die ausgebreitete Netzhaut hatte einen mittleren Durchmesser von 17 mm. Da in allen von mir untersuchten Teilen der Netzhaut die Oelkugeln durchschnittlich angenähert gleich dicht lagen, so folgt, daß die Zahl der Zapfen in dieser Ohreulennetzhaut über 1 Million betrug. Für 2 Käuzchennetzhäute ergab eine entsprechende Schätzung ca. $2-2\frac{1}{2}$ Millionen Zapfen mit gelben Kugeln. Die Dunkelnetzhäute solcher Nachtvögel zeigen frisch prachtvolle Purpurfärbung, nach dem Ausbleichen erscheinen sie makroskopisch so gut wie farblos. —

Heinrich Müller erbrachte (1852) durch seine berühmten Versuche mit der Gefäßschattenfigur den Beweis, daß wir als optischen Empfangsapparat die Stäbchen und Zapfen der Netzhaut anzusehen haben. Die durch jene Versuche nicht entschiedene Frage, ob die Innen- oder die Außenglieder dieser Elemente den optischen Empfänger darstellen, ist seitdem Gegenstand vieler, zum Teil seltsamer Erörterungen gewesen. Van Genderen Stort (1884, vgl. 1887) zeigte, daß die Zapfeninnenglieder auch beim Vogel unter dem Einflusse des Lichtes sich verkürzen, und Engelmann fand durch Versuche mit farbigen Glaslichtern, daß hier mit sehr großer Wahrscheinlichkeit eine stärkere Wirksamkeit des kurzwelligen Lichtes bestehe; bezüglich dieser Zapfenkontraktion (die mehrfach mit der Farbenwahrnehmung

in Zusammenhang gebracht wurde) sei der Ort der primären Reizung jedenfalls nach innen von der Grenze zwischen Innen- und Außenglied gelegen.

Durch meine Versuche ist die strittige Frage endgültig dahin entschieden, daß die Außenglieder der Zapfen den optischen Empfangsapparat darstellen. Die farbigen Oelkugeln liegen zwischen Innen- und Außenglied derart gewissermaßen eingekeilt, daß zu letzterem lediglich das durch jene gefärbte Licht gelangen kann. Alle meine Versuche an Vögeln (zu welchen sich auch noch jene an Reptilien gesellen) zeigen, daß diese Tiere so sehen, wie es der Fall sein muß, wenn ihre Sehqualitäten den unsrigen ähnlich sind und ihrem optischen Empfangsapparate ein Farbfilter vorgelagert ist, dessen Färbung im großen und ganzen jener der fraglichen Oelkugeln entspricht.

C. Reptilien.

Auch über den Lichtsinn bei Reptilien lagen bisher keine Untersuchungen vor; ich brauche über meine Befunde (1910) hier nur kurz zu berichten, da in den wesentlichen Punkten weitgehende Aehnlichkeit mit dem Lichtsinne der Vögel besteht.

Meine ersten Untersuchungen stellte ich an Schildkröten an, und zwar bei folgenden Arten: *Emys orbicularis, Clemmys caspia, Chelodina longicollis, Chelydra serpentina, Chrysemys picta, Chrysemys ornata, Testudo polyphemus, Testudo graeca, Cinosternum pennsylvanicum, Cinosternum odoratum, Cinosternum clausum, Cistudo Carolina, Hydromedusa tectifera, Nicoria trijuga, Cyclemys (palustris?), Cyclemys trifasciata, Damonia Reevesii.* Von nahezu sämtlichen Arten untersuchte ich die Netzhäute auch mikroskopisch frisch und am gehärteten Präparat. Landschildkröten waren zu Fütterungsversuchen infolge ihrer Trägheit nicht zu verwenden, von den aquatilen Formen insbesondere *Clemmys caspia, Cinosternum pennsylvan.* und *Damonia* gut brauchbar. Auch von einer und derselben Art sind nicht alle Tiere gleich geeignet; ich suchte mir unter mehreren Exemplaren von jeder Art die jeweils lebhaftesten und wenigst scheuen aus.

Die Tiere, die sich in gewärmten Bassins längere Zeit genügend frisch hielten, wurden mit kleinen, an der Spitze eines feinen mattschwarzen Drahtes nahe vor ihrem Kopfe bewegten Fleischstückchen gefüttert; sie waren so gierig auf das Futter, daß sie sofort aus allen Teilen ihres Bassins auf das bewegte Fleisch zueilten, und zum Teile so zahm, daß sie auch außerhalb des Bassins nach dem Fleische schnappten. Bei unseren Versuchen wurden auch sie vorwiegend oder ausschließlich durch das Gesicht geleitet: bei genügender Herabsetzung der Belichtung hören sie nicht nur auf, mit dem Kopfe oder mit dem Körper dem nach rechts und links bewegten Fleischstücke zu folgen, sondern schnappen selbst dann nicht mehr nach ihm, wenn es dicht vor ihrer Schnauze bewegt wird.

Von meinen (an anderer Stelle ausführlicher beschriebenen) Versuchen sei hier nur einer als Beispiel angeführt: Ein großes, rechteckiges Bassin mit Spiegelglaswänden, in dem in einer etwa 5 cm hohen Wasserschicht 8—10 Schildkröten sich befanden, stellte ich so auf, daß die Strahlen eines Spektrums angenähert senkrecht durch die eine Wand fielen. Bewegte ich nun an der gegenüberliegenden Wand über dem Wasserspiegel weißes Fleisch (oder weiße Watte) so, daß die Tiere es im auffallenden Lichte auf dunklem Grunde sahen,

so eilten die meisten rasch darauf zu, wenn es im Rot oder Rotgelb bis Gelb bewegt wurde. Bei Bewegung im Grüngelb gingen die Tiere bei sehr lichtstarkem Spektrum im allgemeinen ihm auch noch nach, doch hatte ich stets den Eindruck, daß sie es hier schon weniger gut sahen als im Rot. Bewegte ich etwa zwei weiße Objekte nebeneinander so, daß das eine für uns dunkelrot, das andere grüngelb bis gelbgrün und deutlich heller erschien, so ging meist die Mehrzahl der Schildkröten nach dem uns dunkler und rot erscheinenden Objekte.

Wurde das weiße Objekt im Grün oder Blau des Spektrums bewegt, so war es selbst bei ziemlich großer Spaltbreite, und wenn es unserem Auge schön hell grün bezw. blau erschien, für die Schildkröten offenbar unsichtbar; auch wenn es dicht vor ihren Köpfen bewegt wurde, ließen sie es unbeachtet. Ueberraschend war die Aenderung des Verhaltens der Tiere, wenn ich das weiße Objekt abwechselnd aus dem Grün ins Rot und wieder zurück ins Grün bewegte: im ersten Falle recken die meisten Schildkröten sofort die Hälse weit danach vor, im letzteren hören sie augenblicklich mit ihren Bewegungen auf, bis das Objekt wieder ins Gelb oder ins Rot zurückgeführt wird.

Solche Beobachtungen mit homogenen Lichtern ergänzte ich vielfach durch Versuchsreihen mit farbigen Glaslichtern: Die Strahlen der Zeissschen Bogenlampe fielen im Dunkelzimmer durch einen passenden kleinen Ausschnitt in einem großen, vertikalen mattschwarzen Schirme auf das über den Tisch gebreitete mattschwarze Tuch; der Ausschnitt wurde abwechselnd durch blaue und rote Gläser verdeckt; um die Lichtstärke des Blau und Rot variieren zu können, benützte ich in Prismenform geschliffene Zeisssche Glaskeile. Je nachdem die der Kante oder der Basis näher gelegenen Teile der letzteren vor dem Ausschnitte lagen, erschien das bewegte Objekt (bei den meisten Versuchsreihen ein weißer Wattebausch) bald frei dunkelblau bezw. rot, bald in einem helleren und mehr mit Weiß verhüllten Blau bezw. Rot. Eine Schildkröte wurde nun zunächst mit dem Rücken gegen die Lichtquelle auf das schwarze Tuch gesetzt, während das bewegte Objekt uns tief dunkelrot erschien; sie schnappte lebhaft danach, aber sobald das blaue Glas vorgeschoben wurde, hielt sie inne und fing auch nachträglich nicht wieder an, nach dem blauen Objekte zu gehen. Begann ich umgekehrt den Versuch mit einem mir blau erscheinenden Wattebausch, von dem die Schildkröte nichts merkte, auch wenn ich ihn nahe vor ihren Augen bewegte, und wurde nun plötzlich der rote Glaskeil vorgeschoben, so daß mir das Objekt tief dunkelrot erschien, so reckte die Schildkröte augenblicklich den Hals danach und fing an zu schnappen.

Solche Versuche stellte ich auch mit möglichst weißem Fleische an, die Ergebnisse entsprachen durchaus den früheren; um zu zeigen, daß die Tiere die uns blau erscheinenden Objekte nicht etwa wegen der blauen Farbe verschmähen, bestrahlte ich solche Fleischstücke mit genügend lichtstarkem blauen Lichte, so daß es mir sehr hell blau erschien; die Schildkröte nahm jetzt sofort das „blaue" Fleisch, wie sie vorher ein für uns viel weniger helles „rotes" Fleisch genommen hatte.

Weiter ermittelte ich durch messende Versuche die relativen Reizwerte farbiger Lichter unter gleichen Bedingungen für Menschen, Huhn und Schildkröte.

Im Inneren eines 3 m langen, mit mattschwarzem Wollpapier ausgekleideten Tunnels mit quadratischem Querschnitte von ca. 15 cm Seitenlänge ist eine 50-kerzige

Glühlampe meßbar verschieblich. Das eine Ende des Tunnels ist geschlossen, am anderen ist eine mattweiße, mit Magnesiumoxyd überzogene Fläche unter einem Winkel von 45° zur Achse des Tunnels angebracht. Das von ihr diffus reflektierte Licht gelangt durch einen passenden Ausschnitt in der Tunnelwand und durch einen zweiten, kleineren, ca. 80 cm langen Tunnel, dessen Achse senkrecht zu jener des großen steht, schräg von oben auf die mattschwarze Fläche, auf welcher die Schildkröte mit dem Rücken gegen das Licht sitzt. Als Sehobjekte dienen auch bei diesen Versuchen weiße Reiskörner oder gekochtes, nahezu rein weißes Fischfleisch.

Bei verschiedenen Versuchsreihen wurde der Ausschnitt im Tunnel mit farbigen Gläsern von bekannter Durchlässigkeit verdeckt. Ich führe hier nur einige der wichtigsten Beobachtungen an: Bei Vorsetzen eines rubinroten Glases schnappten aus dem Hellen vor den Apparat gebrachte Schildkröten unmittelbar nach Eintritt ins Dunkle bei abnehmender Belichtung ziemlich genau ebenso lange nach dem Fleische, wie dieses für mich, wenn ich gleichfalls aus dem Hellen kam, sichtbar war. Hatten die Schildkröten in ihrem Bassin am hellen Fenster gestanden, während ich mich durch längeres Betrachten des hellen Himmels ausgiebig helladaptiert hatte, so schnappten die Tiere unmittelbar nach Eintritt ins Dunkle wiederholt noch nach Fleischstückchen, die ich erst nach einigen Sekunden Dunkelaufenthalt wahrnahm. Waren die Tiere durch Belichten mit den Strahlen einer hellen Bogenlampe mehr helladaptiert, so schnappten sie unmittelbar nach Eintritt ins Dunkle nicht nach Objekten, die für mich sichtbar waren, wenn ich aus einem mäßig hellen Raume ins Dunkle kam.

Gut dunkeladaptierte Schildkröten schnappten bei Bestrahlung des gleichen weißen Objektes mit dem gleichen roten Lichte bei geringeren Lichtstärken nach ersterem als helladaptierte, und zwar bei abnehmender Belichtung wieder ungefähr ebenso lange, als für mein gut dunkeladaptiertes Auge das Objekt eben noch sichtbar war.

Entsprechende vergleichende Messungen stellte ich nach Vorsetzen eines orangefarbigen bzw. eines gelben Glases vor den Ausschnitt im Tunnel an. Die Ergebnisse, über die ich früher berichtet habe, müssen hier übergangen werden. Dagegen seien die Befunde bei Benützung eines Grünfilters etwas ausführlicher wiedergegeben.

Die Sichtbarkeitsgrenze des bewegten weißen Objektes lag nach Vorsetzen eines Grünfilters vor den Ausschnitt im Tunnel für mein mit orangefarbigem Glase bewaffnetes helladaptiertes Auge bei ca. 15—16 cm Lampenabstand, für das unbewaffnete bei 40—45 cm. Helladaptierte Schildkröten schnappten selbst bei 10 cm Lampenabstand nicht mehr nach dem Fleische.

Nach ca. 15—20 Minuten Dunkelaufenthalt lag die Sichtbarkeitsgrenze für mein unbewaffnetes Auge bei ca. 163 cm, für das mit orangefarbigem Glase bewaffnete bei ca. 52 cm. Dunkeladaptierte Schildkröten schnappten bei 10 cm Lampenabstand nicht nach dem Fleische, zuweilen bewegten sie den Kopf wie suchend. Für ein gleich lange dunkeladaptiertes Huhn lag die Pickgrenze bei ca. 50—60 cm Lampenabstand.

Bei einer anderen Beobachtungsreihe mit gut dunkeladaptierten Augen erhielt ich folgende Werte: Die Sichtbarkeitsgrenze lag für mein unbewaffnetes Auge bei etwa 150—170 cm, die Pickgrenze für das dunkeladaptierte Huhn bei etwa 40—50 cm, die Schnappgrenze für dunkeladaptierte Schildkröten bei etwa 15 cm.

Ausgedehntere messende Untersuchungen mit blauen Glaslichtern konnten an dem hier benutzten Apparate nicht vorgenommen

werden, da die Sichtbarkeitsgrenze für die Schildkröten zu weit von jener für unser Auge entfernt war. Das für uns Wesentliche ist aus den oben besprochenen Beobachtungen am Spektrum und mit farbigen Gläsern zu entnehmen. Bei einem Versuche an unserem Apparate sah die Schildkröte ein mit blauem Glaslichte bestrahltes Reiskorn selbst dann nicht, wenn seine Lichtstärke mehr als 200mal größer war als jene, bei der ich es noch sah.

Alle meine Beobachtungen an Schildkröten weisen darauf hin, daß diese Reptilien die Welt der Farben ungefähr so sehen wie wir, wenn wir unser Auge mit einem passenden rotgelben Glase versehen. Wir sahen vorher, daß Aehnliches auch für die Hühner gilt. Ein bemerkenswerter Unterschied zwischen diesen und den untersuchten Schildkröten liegt darin, daß letztere das Spektrum am kurzwelligen Ende noch weniger weit sehen als die Hühner bei gleicher Lichtstärke. Dies läßt sich im wesentlichen schon durch das Verhalten beider Tierarten im Spektrum dartun, genauer durch die messenden Versuche mit farbigen Glaslichtern, die zeigen, daß vorwiegend grüne Lichter für die Schildkröten beträchtlich geringeren Reizwert haben als unter sonst gleichen Verhältnissen für die Hühner. So pickte z. B. bei einem der angeführten Versuche mit Grünfilter ein dunkeladaptiertes Huhn eben noch bei dem 9—16-fachen derjenigen Lichtstärke, bei welcher die Reiskörner für mich an der Grenze der Sichtbarkeit waren, die Schildkröte aber sah unter sonst gleichen Bedingungen das grünbestrahlte Reiskorn erst bei etwa dem Hundertfachen der für mein dunkeladaptiertes Auge zu seiner Wahrnehmung erforderlichen Lichtstärke.

Der Unterschied zwischen beiden Tierarten entspricht der Annahme, daß die Hühner die Welt der Farben ungefähr so sehen wie wir, wenn wir durch ein ziemlich helles, rötlichgelbes Glas sehen, das noch etwas von den grünen und blaugrünen Strahlen des Spektrums durchläßt, die Schildkröten aber etwa so wie wir, wenn wir unser Auge mit einem dunkleren, etwas mehr ins Rötliche gehenden gelben Glase versehen, das von jenen kurzwelligen Strahlen entsprechend mehr zurückhält.

So erklärt sich auch, daß für die Hühner die Pickgrenze bei Hell- und Dunkeladaptation meist nicht oder nur unbedeutend, die Schnappgrenze für die Schildkröten aber im allgemeinen merklich höher liegt als die extrafoveale Sichtbarkeitsgrenze der Körner für das unbewaffnete Menschenauge bei ähnlichem Adaptationszustande.

In weiteren Beobachtungsreihen suchte ich über die pupillomotorische Wirkung farbiger Lichter auf das Reptilienauge Aufschluß zu erhalten.

Die von mir untersuchten Schildkröten zeigten keine merkliche Lichtreaktion der Pupille, dagegen war eine solche bei Krokodilen und Alligatoren genügend ausgesprochen, um einige Versuche über den motorischen Reizwert farbiger Lichter anstellen zu können.

Die Krokodilnetzhaut unterscheidet sich von jener der Schildkröte unter anderem durch das Fehlen farbiger Oelkugeln in den Zapfen. Versuche mit der oben (p. 560) geschilderten photographischen Methode ergaben mir für *Crocodilus niloticus*, daß die Pupille schon im Rotgelb deutlich enger ist als im Dunkeln, im Gelb und Grüngelb meines Spektrums fand ich sie bei den zwischen den ein-

zelnen Versuchen dunkel gehaltenen Tieren in der Regel am engsten, im Grün und im Grünblau wieder deutlich weiter. Brachte ich einen Alligator (*A. lucius*) in die verschiedenen homogenen Lichter des Spektrums und beobachtete das Verhalten der Pupille mit der Lupe, so trat bei Verschieben des Tieres aus dem Ultrarot ins Rot selbst in mäßig lichtstarken Spektren deutliche Pupillenverengerung ein; kam das Auge bei weiterem Verschieben ins Rotgelb und Gelb, so wurde die Pupille noch deutlich enger und war in der Gegend des Gelb am engsten. Verschob ich es rasch aus dem Gelb ins Grün, so trat in der Regel eine sehr geringe, aber deutliche, Erweiterung der Pupille ein, umgekehrt konnte ich bei Verschieben aus dem Grün ins Gelb fast immer eine, freilich nur sehr unbedeutende Verengerung wahrnehmen. Bei Uebergang aus Blau in Grün erfolgte etwas stärkere Pupillenverengerung, doch war diese in der Regel noch schwächer als jene bei Uebergang von Rot zu Gelb. Alle diese Veränderungen waren am leichtesten zu sehen, wenn ich das Tier vorher einige Minuten dunkel gehalten hatte, während das Pupillenspiel an Lebhaftigkeit bald nachließ, wenn das Auge den Lichtern des Spektrums länger ausgesetzt war.

Diese Versuche mit homogenen Lichtern ergänzte ich wieder durch solche mit roten und blauen Glaslichtern an der oben (p. 561) erwähnten Vorrichtung, die gestattet, die Lichtstärken eines roten und eines blauen Glaslichtes innerhalb weiter Grenzen unabhängig voneinander beliebig zu variieren. Stellte ich ein Rot und ein Blau ein, deren motorischer Reizwert für mein Auge angenähert gleich groß war (wie ich mit der entoptischen Methode feststellte), und belichtete nun das in ähnlichem Adaptationszustande befindliche Krokodilauge bald mit dem roten, bald mit dem blauen Reizlichte, so war die Pupillenverengerung in den beiden Lichtern in der Regel nicht sehr verschieden.

Alle diese Versuche weisen darauf hin, daß die pupillomotorischen Reizwerte der verschiedenen farbigen Lichter für das Krokodilauge jenen für das menschliche ähnlich, jedenfalls nicht sehr wesentlich von diesen verschieden sein dürften.

Den Umfang der adaptativen Aenderungen der Lichtempfindlichkeit im Schildkrötenauge konnte ich in folgender Weise messend bestimmen: Bei einigen Vorversuchen setzte ich ein Tier in dem mit Aubertscher Blende versehenen Dunkelzimmer auf einen mit mattschwarzem Tuche bespannten Tisch mit dem Rücken gegen das Fenster und bewegte zunächst bei weiter Blende vor seinem Kopfe ein Fleischstück hin und her. Dieses war an einem über $1/2$ m langen mattschwarzen Drahte befestigt, den ich in der schwarzbehandschuhten Hand hielt, so daß für das Tier wieder lediglich die Beute auf nahezu lichtlosem Grunde sichtbar war. Während es dieser mit dem Kopfe folgte und, wenn es nahe genug gekommen war, danach schnappte, wurde die Aubertsche Blende von einem Mitarbeiter langsam verkleinert; in der Regel war der Moment ziemlich genau zu bestimmen, wo die Tiere aufhörten, dem Fleische zu folgen bezw. danach zu schnappen. Wurde die Blende wieder geöffnet, so fingen bald die charakteristischen Kopf- und Schnappbewegungen wieder an. Den Umfang der adaptativen Aenderungen ermittelte ich durch Vornahme der geschilderten Versuche bei hell- und bei verschieden lange dunkeladaptierten Tieren. Ein Beispiel möge genügen.

Eine Schildkröte, die einige Zeit im Hellen gewesen war, wird ca. 10 Minuten dunkel gesetzt, darauf mittels der AUBERTschen Blende untersucht: sie schnappt bei 20 mm und bei 16 mm Seitenlänge der quadratischen Blende, bei 12 mm sucht sie mit dem Kopfe und folgt zuweilen dem bewegten Stücke, ist aber unsicher.

Nun wird sie ungefähr eine Minute an ein helles, nicht dem direkten Sonnenlichte ausgesetztes Fenster gehalten. Ins Dunkle zurückgebracht, schnappt sie in den ersten Augenblicken selbst bei 45 mm nicht mehr, wohl aber lebhaft, wenn noch ein zweites neben dem ersten befindliches AUBERTsches Fenster genügend weit geöffnet wird. Nach ca. 1 Minute Dunkelaufenthalt schnappt sie bei 45 mm Weite der einen Blende allein sicher, bei 31 mm nicht mehr.

Für mich selbst ist, nachdem ich eine Minute an dem gleichen hellen Fenster gestanden hatte, im ersten Augenblicke nach Eintritt ins Dunkelzimmer bei 45 mm das bewegte Fleisch extrafoveal eben sichtbar; nach einigen Sekunden Dunkelaufenthalt ist die Sichtbarkeitsgrenze für mich bei ca. 25 mm, nach 1—2 Minuten Dunkelaufenthalt bei ungefähr 17 mm, nach längerem Dunkelaufenthalte bei ungefähr 5 mm.

Nachdem ich im Verlaufe meiner Untersuchungen erkannt hatte, daß die Schildkröten im wesentlichen so sehen, wie wir, wenn wir unser Auge mit einem passenden orangefarbigen Glase bewaffnen (s. oben), bestimmte ich für mich die Sichtbarkeitsgrenzen der jeweils als Futter dienenden Gegenstände so, daß ich vor ein Auge ein bestimmtes orangefarbiges Glas setzte, das andere unbewaffnet ließ; ich hielt mich dann zunächst einige Zeit im Hellen auf, um das eine Auge für das unveränderte Tageslicht, das andere für das orangefarbige Glaslicht zu adaptieren, und ermittelte dann die Grenzen der Sichtbarkeit der bewegten Objekte für jedes der beiden Augen, einmal möglichst bald nach Eintritt aus dem Hellen ins Dunkle, dann nach verschieden langem Dunkelaufenthalte.

Selbstverständlich kann es sich bei solchen Bestimmungen nicht um viel mehr handeln als um Schätzungen, deren Ergebnisse nicht ohne weiteres auf das Schildkrötenauge zu übertragen sind. Sie geben uns aber wenigstens eine Vorstellung davon, in welchem Umfange ungefähr beim Sehen durch die benutzten rotgelben Gläser die Sichtbarkeitsgrenzen der jeweiligen Sehobjekte bei zunehmender Dunkeladaptation sich ändern.

Bei einem solchen Versuche, vor dessen Beginn ich längere Zeit im Hellen vor dem linken Auge ein orangefarbiges Glas getragen hatte, war einige Sekunden nach Eintritt ins Dunkle die Sichtbarkeitsgrenze für mein linkes Auge bei 15 mm Seitenlänge der AUBERTschen Blende, für das rechte, unbewaffnete bei 7—8 mm. Nach 20 Minuten war die Sichtbarkeitsgrenze für das linke Auge bei 6—7 mm, für das rechte bei 3 mm. Schildkröten, die längere Zeit am hellen Fenster gestanden hatten, schnappten, unmittelbar nachdem sie ins Dunkle gebracht worden waren, noch eben bei 22 mm, nach 1—2 Minuten bei 18 mm, nach 25 Minuten Dunkelaufenthalt noch sicher bei 6—7 mm.

Wie viel weniger gut helladaptierte Schildkröten bei passend herabgesetzter Lichtstärke sehen, als dunkeladaptierte, ließ sich auch durch solche Versuche anschaulich zeigen, bei welchen ich das eine Auge eines Tieres hell-, das andere möglichst gut dunkeladaptierte; zu diesem Zwecke hielt ich eine gut dunkeladaptierte Schildkröte $^1/_2$—1 Minute so in den Lichtkegel einer Bogenlampe, daß wesentlich nur ein Auge von dem hellen Lichte getroffen, das andere aber durch

Verdecken tunlichst vor Licht geschützt wurde. Dann brachte ich sie rasch in ihr Bassin im Dunkelzimmer und bewegte nun bei passend gewählter (im allgemeinen ziemlich geringer) Lichtstärke ein Fleischstück vor ihrem Kopfe so, daß es bald nur im Gesichtsfelde des helladaptierten, bald auch in dem des anderen Auges erschien. Sowie das Fleisch in das Gesichtsfeld des dunkeladaptierten Auges kam, reckte die Schildkröte Hals und Kopf danach; wurde es aber für dieses Auge unsichtbar und erschien allein im Gesichtsfelde des helladaptierten, so hörte das Tier mit seinen Bewegungen sofort auf.

War durch diese Versuche der Nachweis erbracht, daß die Schildkröten selbst bei für unser Auge sehr geringen Lichtstärken ziemlich gut zu sehen vermögen, so erschien es im Hinblicke auf gewisse prinzipiell wichtige Fragen wünschenswert, auch Anhaltspunkte über ihr Sehen bei möglichst hohen Lichtstärken zu bekommen. Zu diesem Zwecke brachte ich die Tiere an helles Sonnenlicht und bewegte das Fleisch so, daß sie, um es zu sehen, ihre Augen gegen das Helle richten mußten. Bei anderen Versuchen wurde das Fleisch in ähnlicher Weise zwischen den Schildkrötenaugen und dem Lichte einer Bogenlampe bewegt; hier wie dort nahmen die Tiere das Fleisch leicht wahr. Anzeichen von Belästigung durch das für uns blendend helle Licht traten dabei nicht zutage.

Alle meine Versuche lehren, daß auch Schildkröten mit vorwiegend nächtlicher Lebensweise (s. unten) durchaus nicht etwa nur bei stark herabgesetzter Belichtung, sondern auch bei verhältnismäßig sehr hohen Lichtstärken gut sehen können.

Der Umfang der adaptativen Empfindlichkeitszunahme bei Dunkelaufenthalt ist nach meinen Messungen für das Schildkrötenauge ein beträchtlicher und z. B. so groß, daß eine gut dunkeladaptierte Schildkröte passend belichtete, bewegte Fleischstücke sieht, die für das hell- bezw. kurz dunkeladaptierte Menschenauge noch nicht sichtbar sind.

Ist das bewegte Objekt von diffusem Tageslichte oder dem Lichte einer Glühbirne bestrahlt, so wird es bei abnehmender Belichtung für das helladaptierte Schildkrötenauge im allgemeinen früher unsichtbar als für das helladaptierte unbewaffnete Menschenauge. Dasselbe zeigt sich bei Vergleichung dunkeladaptierter Schildkröten- und Menschenaugen. Bewaffnet man sein eigenes Auge mit einem passend gewählten orangefarbigen Glase, so sind die Sichtbarkeitsgrenzen für das Menschenauge bei Hell- wie bei Dunkeladaptation nur wenig von jenen für das Schildkrötenauge verschieden, d. h. der Umfang der Empfindlichkeitszunahme durch Dunkeladaptation ist für das Schildkrötenauge von ähnlicher Größe wie für das mit einem passenden orangefarbigen Glase bewaffnete Menschenauge.

Auf die Verschiedenheiten der Farbe der Oelkugeln bei Huhn und Schildkröte habe ich schon oben hingewiesen. Breitet man die Netzhäute z. B. einer frisch getöteten *Chelydra serpentina* oder *Cyclemys* und die eines Huhnes so aus, daß ihre Außenflächen nach oben sehen, so zeigt unter dem Mikroskop der hintere obere Abschnitt der Huhnnetzhaut, der beim Picken der Körner wesentlich in Betracht kommt („gelbes Feld“), vorwiegend gelbe bis grünlichgelbe, nicht sehr stark gefärbte Oelkugeln, dazwischen rote und orangefarbige in verhältnismäßig kleiner Zahl; makroskopisch erscheint dieser Abschnitt gelb.

Betrachtet man daneben die mittleren Abschnitte der erwähnten Schildkrötennetzhaut, so fällt vor allem die verhältnismäßig große Zahl roter Oelkugeln auf; neben diesen finden sich reichlich orangefarbige, etwas weniger gelbe Kugeln, noch spärlicher, fast vereinzelt, blaßblaugrüne. Makroskopisch und bei schwacher Vergrößerung erscheinen diese Netzhautteile deutlich mehr rötlich als das gelbe Feld des Huhnes. Die Oelkugeln sind im letzteren nicht viel kleiner als z. B. die kleinen Kugeln in den mittleren Netzhautteilen von *Cyclemys*.

Bei den übrigen von mir untersuchten Schildkröten fand ich im allgemeinen keine wesentlich anderen Verhältnisse hinsichtlich der relativen Menge der verschieden gefärbten Oelkugeln; ich hatte den Eindruck, daß die roten und orangefarbigen Oelkugeln bei allen verhältnismäßig viel zahlreicher waren als beim Huhne, insbesondere in dessen gelbem Felde. (Ueber die Verteilung der Oelkugeln in den verschiedenen Partien der Netzhaut s. Abschnitt III.)

Es gelingt leicht, bei Augenspiegeluntersuchung in der gewöhnlichen Weise die farbigen Oelkugeln der Schildkröte wahrzunehmen: die größeren Kugeln in meinen Präparaten hatten einen Durchmesser von ca. 0,0085 mm, die kleineren einen solchen von ca. 0,0042 mm. Die Augen der untersuchten Schildkröten hatten eine Achsenlänge von ca. 4—6 mm; ihre hintere Brennweite ist durchschnittlich nur etwa den dritten his fünften Teil so groß wie jene im Menschenauge. Bei Untersuchung im aufrechten Bilde sehen wir die Netzhaut emmetropischer Augen durch deren brechendes System wie durch eine Lupe, für welche die vergrößernde Wirkung proportional ihrer Brechkraft wächst. Der Hintergrund eines normalen menschlichen Auges erscheint uns bei Untersuchung im aufrechten Bilde etwa um das 16-fache vergrößert, jener des Schildkrötenauges nach dem Gesagten etwa um das 50—80-fache. Mit einem lichtstarken elektrischen Augenspiegel sieht man denn in der Tat im aufrechten Bilde leicht eine große Zahl von zum Teile hell leuchtenden, insbesondere roten und blaßgrünlichen Punkten, deren Form und Helligkeit mit jeder Spiegelbewegung wechselt; mehrfach erschienen mir dieselben in den mittleren Netzhautteilen kleiner und dichter beieinander liegend als in den mehr peripheren; daher ist die Untersuchung in letzteren meist leichter. Dazu kommt, daß in den mittleren Teilen die Beobachtung durch die Ausstrahlung des Sehnerven erschwert ist. Seine Fasern erscheinen als feine, gerade, radiär verlaufende helle Linien, die oft im Kontraste mit dem vorwiegend rötlichen Grunde einen mehr oder weniger deutlich grünlichen Ton zeigen können. So kommt wohl auch das Grün eines Teiles der mit dem Spiegel sichtbaren Kugeln mit durch Kontrast zustande; denn wir sahen, daß grünliche Oelkugeln in den meisten Schildkrötennetzhäuten nur vereinzelt vorkommen.

Schon nach der eben mitgeteilten Berechnung kann es keinem Zweifel unterliegen, daß diese mit dem Augenspiegel wahrnehmbaren farbigen leuchtenden Punkte tatsächlich den Oelkugeln entsprechen. Weitere Beweise hierfür erbringt die Untersuchung frisch eröffneter Augen: Löste ich aus einem eben enukleierten und eröffneten Bulbus die Netzhaut, so blieb nicht selten hier und da ein Teil der äußeren Netzhautpartien, Zapfenaußenglieder nebst Oelkugeln, auf dem Pigmentepithel zurück. Betrachtete ich solche Stellen mit 80—100-facher Vergrößerung bei dem starken, schräg auffallenden Lichte einer

Bogenlampe, so waren die leuchtenden farbigen Kugeln auf dem dunklen Grunde ähnlich wie bei der Spiegeluntersuchung sichtbar.

Unter den geschilderten günstigen Verhältnissen wird es also möglich, Bestandteile der Netzhautzapfen selbst mit dem Augenspiegel wahrzunehmen.

Hühner haben wesentlich größere Augen und zum Teile etwas kleinere Oelkugeln als die Schildkröten, daher sind hier die Bedingungen für deren Wahrnehmung mit dem Augenspiegel ungünstiger. Immerhin konnte ich mich auch bei Hühnern überzeugen, daß wenigstens in den peripheren Netzhautteilen, wo sie verhältnismäßig am größten sind, die Kugeln mit dem Spiegel eben als feine Pünktchen sichtbar werden.

Die Befunde über das Sehen der Schildkröten bringen einen neuen Beweis für die Richtigkeit meiner Auffassung, nach welcher die Außenglieder der Zapfen den optischen Empfangsapparat bilden: Die fragliche Verkürzung des Spektrums am kurzwelligen Ende habe ich nur bei jenen Wirbeltierklassen gefunden, deren Netzhautzapfen stark gefärbte Oelkugeln enthalten, und sie ist für Netzhäute mit vorwiegend roten und orangefarbigen Kugeln wesentlich ausgesprochener als für solche mit vorwiegend gelben bezw. grüngelben.

Eine hübsche Methode zum Nachweise der verschiedenen Absorption farbiger Strahlungen durch die verschieden gefärbten Oelkugeln besteht in folgendem:

Breitet man eine frische Schildkrötennetzhaut auf dem Objektträger aus und bringt zwischen Lichtquelle und Mikroskopspiegel das rubinrote Glas, das bei unseren Fütterungsversuchen benutzt wurde, so erscheint die noch fast durchsichtige Netzhaut im durchfallenden Lichte angenähert gleichmäßig rot, die roten und orangefarbigen Oelkugeln sind in ihr als leuchtend rote, scharf begrenzte helle Scheiben zu sehen. Wird nun statt des roten das vorher zu den Fütterungsversuchen benutzte blaue Glas vor die Lichtquelle gehalten, so erscheinen in der jetzt angenähert gleichmäßig blauen Netzhaut die roten und orangefarbigen Oelkugeln als schwarze undurchsichtige Flecke, die spärlichen blaß-blaugrünen Kugeln als hellere, blaue Scheibchen. Brachte ich neben der Schildkrötennetzhaut die frische Retina eines Huhnes auf den Objektträger, so zeigt diese in der dem gelben Felde entsprechenden Partie, wie wir oben sahen, weniger rote und orangefarbige, dagegen verhältnismäßig reichlich grünlichgelbe Oelkugeln. Bei Vorhalten des blauen Glases vor die Lichtquelle erscheinen diese letzteren als blaue Scheibchen; sie lassen also von dem fraglichen Lichtgemische mehr durch als die in dem gleichen blauen Lichte schwarz erscheinenden roten und orangefarbigen Oelkugeln der Schildkröte.

Der zuletzt geschilderte Versuch zeigt auch für den mit den einschlägigen Verhältnissen weniger Vertrauten eindringlich, in welchem Umfange das kurzwellige Licht in den roten und orangefarbigen Oelkugeln der Schildkrötennetzhaut absorbiert wird. Er macht uns die Verschiedenheiten des Sehens der Vögel und der Schildkröten wie auch die Tatsache verständlich, daß die Schildkröten ein vor ihren Augen bewegtes Objekt auch dann nicht wahrnehmen, wenn es uns fast leuchtend blau erscheint. Die von den verhältnismäßig spärlichen blaß-blaugrünen Oelkugeln durchgelassenen Lichtmengen genügen offenbar unter den angegebenen Bedingungen nicht zur Vermittlung verwertbarer Eindrücke. —

Bei den Schildkröten herrscht in der Färbung des Rückenpanzers im allgemeinen das Graubraun vor, das hier wohl als Schutzfarbe

aufzufassen ist; im Hinblicke auf die von mir gefundenen Eigentümlichkeiten des Sehens dieser Tiere ist aber von Interesse, daß verschiedene Arten, wie *Cyclemys picta*, *Cistudo carolina*, *Cyclemys fasciata* und andere, am Rande des Rückenpanzers und an den sichtbaren Weichteilen, z. B. am Halse, prachtvolle, zum Teile leuchtende Färbungen zeigen, und daß auch hier wiederum Rot, Orange, Gelb und Braun vorherrschen, das sind eben jene Farben, die nach meinen Untersuchungen von den Artgenossen allein oder vorwiegend wahrgenommen werden können. —

Meine Versuche über adaptative Empfindlichkeitssteigerung bei den Schildkröten führen zu folgenden Erwägungen.

Der Durchmesser der Pupille betrug bei meinen kleineren Schildkröten durchschnittlich nicht mehr als 1—1,5 mm, bei den größeren kaum 2 mm. Bei Tieren, die mehrere Stunden im Dunkeln gesessen hatten und dann rasch bei eben zur Beobachtung genügender Belichtung untersucht wurden, fand ich die Pupille im allgemeinen nicht weiter als bei solchen, die ich am hellen Fenster gehalten oder den Strahlen einer Bogenlampe ausgesetzt hatte. Auch wenn ich solche Augen abwechselnd verdunkelte und stark belichtete, sah ich keine Aenderung der Pupillenweite[1]). In der Literatur begegnen wir der Angabe, daß bei Schildkröten auf Belichtung eine kräftige und plötzliche Kontraktion des Sphinkter eintrete; bei den von mir untersuchten Arten konnte ich solche nicht wahrnehmen. Wohl sah ich bei manchen Arten deutliche Verengerungen und Erweiterungen der Pupille, die aber unabhängig vom Einflusse der Belichtung waren; es kam nicht selten vor, daß der Augenblick der Verdunkelung mit dem Engerwerden, jener der Belichtung mit dem Weiterwerden der Pupille zusammenfiel. Gelegentliche lebhafte plötzliche Verengerungen bei konstant bleibender Belichtung sind wohl als akkommodative aufzufassen. So sah ich häufig bei plötzlicher Annäherung eines Fingers an das Schildkrötenauge die Pupille vorübergehend rasch enger werden. (Bei *Lacerta viridis* rief die Belichtung meist deutliche, aber nicht sehr ausgiebige Pupillenverengerung hervor.)

Der Durchmesser meiner eigenen Pupille beträgt bei möglichst schwacher, eben noch zur Beobachtung ausreichender tangentialer Belichtung mit dunkelrotem Lichte im Dunkelzimmer bei geschlossenem zweiten Auge ca. 5—5,5 mm. Zu den Netzhäuten der von mir untersuchten Schildkröten gelangt also durchschnittlich nur etwa $^1/_{15}$—$^1/_{25}$ jener Lichtmenge, die unter sonst gleichen Verhältnissen unsere Netzhaut bei schwachem Reizlichte trifft. Auf der anderen Seite ist die hintere Brennweite der nur etwa 4—6 mm langen Schildkrötenaugen beträchtlich kürzer als die des menschlichen Auges, das Netzhautbild also entsprechend kleiner; die Lichtstärke des Netzhautbildes im Schildkrötenauge wird dadurch jener im menschlichen wieder ähnlicher.

Die Beobachtung der Sichtbarkeit der bewegten Fleischstücke usw. für mein Auge nahm ich aus einem durchschnittlichen Abstande von 20—25 cm vor, während für die Versuche an Schildkröten das Sehobjekt deren Augen auf wenige Zentimeter genähert wurde.

---

1) Wir begegnen hier also einem wesentlichen Unterschiede zwischen Schildkröten und Vögeln. Es könnte von Interesse sein, die entsprechenden Hirnpartien aus diesem Gesichtspunkte zu vergleichen.

Diese Verschiedenheiten gelten für Hell- und für Dunkeladaptation in angenähert gleicher Weise und können also zur Erklärung der adaptativen Empfindlichkeitsänderungen bei der Schildkröte nicht in Betracht kommen.

Auch auf Aenderungen der Pigmentstellung bei Aenderung der Belichtung sind diese adaptativen Vorgänge nicht zurückzuführen (Genaueres hierüber s. Abschnitt III), und auch Sehpurpur konnte in der Schildkrötennetzhaut trotz wiederholter sorgfältiger Untersuchungen nicht nachgewiesen werden.

Meine Untersuchungen erbringen somit den Nachweis umfangreicher adaptativer Aenderungen in Wirbeltieraugen, deren Netzhäute nach den übereinstimmenden Angaben sämtlicher Beobachter lediglich Zapfen führen und keine nachweisbaren Mengen von Sehpurpur enthalten.

Bei Besprechung des Lichtsinnes der Hühner gedachte ich der verbreiteten Annahme, die Hühner seien Tagtiere, weil in ihrer Netzhaut die Zapfen überwiegen; hiernach müßten erst recht die Schildkröten Tagtiere sein, in deren Netzhaut Stäbchen überhaupt nicht nachgewiesen sind. Nun sind aber viele Schildkröten vorwiegend oder ausschließlich Nachttiere. (Die einschlägigen Angaben der Zoologen habe ich früher [1910] ausführlich zusammengestellt.)

Ich habe oben gezeigt, daß das Sehen der Hühner den Voraussetzungen der bekannten Hypothese Parinauds von der Adaptationsunfähigkeit der Zapfen nicht entspricht; denn diese Tagvögel sind trotz ihrer Stäbchenarmut durchaus nicht hemeralopisch, wie allgemein angenommen wird, vielmehr einer Dunkeladaptation in beträchtlichem Umfange fähig. Auch die Tatsache, daß verschiedene Schildkrötenarten, in deren Netzhäuten man weder Stäbchen noch Sehpurpur nachweisen konnte, vorwiegend oder ausschließlich Nachttiere sind, steht zu jenen noch immer verbreiteten Anschauungen in schroffem Widerspruche; sie wird leicht verständlich durch den von mir erbrachten Nachweis, daß auch diese Augen mit reiner „Zapfennetzhaut" einer Dunkeladaptation in ansehnlichem Umfange fähig und dementsprechend selbst bei stark herabgesetzter Beleuchtung noch zu sehen imstande sind.

D. Amphibien.

Die von mir zur Untersuchung der Reptilien ausgearbeiteten Methoden erwiesen sich auch zur Untersuchung des Lichtsinnes der Amphibien gut geeignet.

Unter einer größeren Zahl von Amphibienarten, mit welchen ich experimentierte, ließen sich insbesondere an einem amerikanischen Wassermolch (*Diemictylus viridescens*), der gewöhnlichen Erdkröte (*Bufo vulgaris*) und dem afrikanischen Spornfrosch (*Xenopus Mülleri*) genauere Untersuchungen vornehmen. Alle drei Arten zeigen verhältnismäßig großen Stäbchenreichtum der Netzhaut, doch fehlen die Zapfen keineswegs vollständig.

Die fraglichen Molche sind kleine, lebhafte, nur ca. 10 cm lange Tiere mit etwa 3 mm großen Augen. Im Hellen, wo sie durch jede Hantierung und Bewegung des Beobachters leicht erschreckt werden, waren sie anfangs ziemlich scheu, doch erreichte ich, wenn ich sie mehrere Tage hungern ließ, nach einiger Zeit, daß sie auf kleine Fleischstücke zuschwammen, die ich an langen, schwarzen Drähten

im Wasser bewegte. Im Dunkelzimmer, am Spektrum oder anderen Lichtquellen, die so angeordnet waren, daß die Tiere nichts vom Beobachter, sondern wiederum nur das kleine, an Drähten bewegte Fleischstück auf dunklem Grunde sahen, schwammen sie, solange letzteres für sie sichtbar war, darauf zu und, wenn es langsam zurückgezogen wurde, hinter ihm her. Man kann so fast wie bei dem bekannten Spielzeug die schwimmenden Figuren mit dem Magneten hier die kleinen Molche mit dem Fleischstücke in ihrem Behälter an jede beliebige Stelle locken. Sobald sie das Objekt nicht mehr sehen, stehen sie von der Verfolgung ab. Also auch hier spielte der Geruch keine für meine Versuche in Betracht kommende Rolle. Bei solchen Beobachtungen, wo die Eigenfarbe des Fleisches störte, konnte ich wieder mit Erfolg kleine Klümpchen aus weißer Watte, weichgekochte Reiskörner oder weißes, gekochtes Fischfleisch benutzen. In der Regel brachte ich einzelne Tiere in ein flaches, mattschwarzes Blechgefäß mit etwa 1 cm hohem Rande, das so stand, daß die Strahlen der hinter dem Rücken der Molche befindlichen Lichtquelle schräg von hinten oben ins Wasser gelangten; das bewegte Objekt war also für sie wieder im auffallenden Lichte auf dunklem Grunde sichtbar.

Untersuchungen mit farbigen Lichtern nahm ich zunächst wieder am Spektrum vor. Es war auf dem angegebenen Wege leicht, zu zeigen, daß die Molche das Spektrum am langwelligen Ende merklich genau so weit sehen wie wir; saßen sie etwa im Blau und bewegte ich, langsam zurückgehend, das Fleisch vom Gelb ins Rot, so folgten sie ihm stets prompt, solange es für mich im Rot noch sichtbar war; sie schnappten noch danach, wenn es meinem Auge tief dunkelrot erschien, aber nicht mehr, sobald es über die Grenze des Rot ins Dunkel des Ultrarot kam. Eine Verkürzung des Spektrums am kurzwelligen Ende, wie wir sie bei Reptilien und Vögeln fanden, besteht für unsere Molche nicht: sie folgen dem bewegten weißen Objekte prompt bis ins Blau und Violett.

Wurde das Spektrum durch Spaltverengerung so lichtschwach gemacht, daß mir das bewegte Objekt angenähert farblos erschien und vorwiegend in den mittleren Teilen des Spektrums noch deutlich sichtbar war, so gingen ihm die dunkeladaptierten Molche in diesen und nur in diesen Teilen noch nach.

Weiter nahm ich eine Reihe von Versuchen mit farbigen Glaslichtern in der oben (p. 584) geschilderten Weise vor. Die Molche sehen das im Rot, im Grün oder im Blau bewegte weiße Objekt bei abnehmender Belichtung angenähert ebenso lange wie wir bei gleichem Adaptationszustande; sie zeigen also auch bei dieser Versuchsanordnung wesentlich anderes Verhalten als die Schildkröten.

Die messende Bestimmung der adaptativen Aenderungen erfolgte mit dem auf p. 586 beschriebenen Apparate. Ich konnte feststellen, daß helladaptierte Molche bei abnehmender Belichtung dem bewegten Fleische folgten, solange mein in gleichem Adaptationszustande befindliches Auge dieses noch sah, vielleicht etwas, aber nicht nennenswert länger.

Es ist zu berücksichtigen, daß die Molche das im Wasser bewegte Objekt unter Wasser sahen, ich aber aus der Luft; da von den vom Objekte ausgehenden Strahlen ein Teil an der Wassergrenze durch Reflexion verloren geht, wird dasselbe ceteris paribus für die Molche (im allgemeinen um ein Unbedeutendes) lichtstärker sein als für uns.

Wurde die Belichtung so weit herabgesetzt, daß ich das Fleisch mit einige Minuten dunkeladaptiertem Auge nicht mehr sah, so schwamm der helladaptierte Molch ihm im allgemeinen nicht mehr nach. Nach Dunkelaufenthalt von mehreren Minuten folgte das Tier dem Fleischstücke bei beträchtlich geringeren Lichtstärken als unmittelbar nach Eintritt ins Dunkelzimmer. Ich verzichte auf die ausführliche Wiedergabe meiner einschlägigen Messungen, die sich zwar nicht mit gleicher Genauigkeit wie für die Schildkröten anstellen, aber doch erkennen ließen, daß bei zunehmender Dunkeladaptation die Schnappgrenze auch für die Molche sich in ähnlicher Weise ändert, wie die Sichtbarkeitsgrenze für unser Auge.

Besondere Versuchsreihen nahm ich wieder mit lange Zeit dunkeladaptierten Molchen vor. Nach Ueberwindung gewisser technischer Schwierigkeiten bei der Beobachtung konnte ich feststellen, daß die lange dunkeladaptierten Tiere dem bewegten weißen Objekte bei abnehmender Belichtung mindestens ebenso lange folgten, als es für mein gleich lange dunkeladaptiertes Auge sichtbar war. War es für mich unsichtbar geworden, so hatte ich zuweilen den Eindruck, als ob es für das Tier vielleicht noch eben sichtbar sei; immer aber waren dann seine Bewegungen langsam und unsicher, wie suchend, geworden, was ich stets auch sonst beobachtete, wenn das Objekt für die Tiere nur schwach sichtbar bezw. an der Grenze der Sichtbarkeit war.

Daß auch die Molche selbst bei für uns blendend heller Belichtung gut sehen, stellte ich in ähnlicher Weise wie für die Schildkröten fest, indem ich das Futter so bewegte, daß die Augen der ihm folgenden Tiere von starkem Lichte getroffen wurden. So geblendete Molche folgten unmittelbar nach Abstellen der Bogenlampe nicht einem Fleischstückchen, das meinem nicht geblendeten Auge deutlich sichtbar war; nach einigen Minuten Dunkelaufenthalt folgten sie ihm aber wieder.

Die mitgeteilten Beobachtungen lehren, daß der Umfang der adaptativen Aenderungen der Lichtempfindlichkeit für die fraglichen Molche offenbar von ähnlicher Größe ist, wie für das menschliche Auge.

Eine etwas andere Versuchsanordnung benutzte ich bei Untersuchung der Erdkröte (*Bufo vulgaris*).

Das Tier sitzt meist unbeweglich, bis es die in einem Abstande von 1—3 cm vor seinen Augen bewegte Beute erblickt. Es fixiert sie kurze Zeit und schnellt dann mit großer Geschwindigkeit die Zunge weit heraus, an der die Beute kleben bleibt und ins Maul gezogen wird. Auch hier wurden unsere Tiere bei Aufnahme der Nahrung wesentlich durch das Gesicht geleitet. Als Futter benutzte ich anfangs Mehlwürmer, später bei allen Versuchen, wo die Eigenfarbe der ersteren störend in Betracht kommen konnte, die nahezu farblosen oder nur schwach gelblichen Ameisenpuppen, die die Kröten gerne nahmen.

Ich setzte eine Kröte zunächst so vor eine schräge mattschwarze Fläche, auf der ein Spektrum entworfen wurde, daß die Strahlen von rückwärts kamen und der Kopf des Tieres dem Rot zugewendet war; nun bewegte ich an der Spitze eines schmalen Stückes mattschwarzen Kartons einige Ameisenpuppen oder einen Mehlwurm zunächst im Ultrarot und näherte das Objekt (unter gleichen Kautelen wie früher) langsam dem Rot des Spektrums; sobald es in diesem eben für mich sichtbar wurde und meinen Augen tief dunkelrot erschien, schnellte

die Kröte die Zunge danach, niemals aber, solange es im Ultrarot und für mich unsichtbar war. Entsprechende Versuche wurden, insbesondere mit den Ameisenpuppen, in den verschiedenen Farben des Spektrums vorgenommen; die Kröte sah und erfaßte die Beute auch, wenn ich diese im Blau und Violett bewegte. Sie schien hier zuweilen, wenn das Objekt für uns sehr wenig hell war, etwas weniger sicher zu sein, traf es aber doch in der Mehrzahl der Fälle mit ihrer Zunge.

Hiernach erstreckt sich also das Spektrum am langwelligen wie am kurzwelligen Ende auch für die Kröte angenähert ebensoweit wie für die untersuchten Urodelen und für unsere eigenen Augen.

Wurde das Spektrum durch Spaltverengerung so lichtschwach gemacht, daß ein in ihm bewegtes Objekt für mich farblos erschien und Ameisenpuppen, die ich in den mittleren Teilen des Spektrums bewegte, für unser dunkeladaptiertes Auge in diesem eben noch sichtbar waren, so schnellten die Kröten nur dann die Zunge nach der Beute, wenn letztere in diesen Teilen bewegt wurde.

Auch bei Versuchen mit farbigen Gläsern (s. p. 584) sahen die Kröten bei abnehmender Belichtung die auf der schwarzen Fläche bewegten Ameisenpuppen so lange, als diese für uns noch sichtbar waren, vereinzelt selbst dann noch, wenn wir (bei angenähert gleichem Adaptationszustande) sie eben nicht mehr sehen konnten; der Unterschied der Sichtbarkeitsgrenzen war aber dann stets nur ein verhältnismäßig unbedeutender.

Diese und andere von mir angestellte Versuche lehren, daß die Kröten einerseits bei fast blendend hellem Lichte, andererseits (nach genügend langem Dunkelaufenthalte) bei verhältnismäßig sehr geringen Lichtstärken die bewegte Beute gut sehen, also gleichfalls adaptativer Aenderungen in beträchtlichem Umfange fähig sind.

Die von mir untersuchten Spornfrösche sind zierliche, ca. 2—3 cm lange Tierchen mit winzigen, kaum mehr als 1 mm großen, nach oben gerichteten Augen. Sie schwimmen gewöhnlich im Wasser mit der Schnauze an der Oberfläche und schnappen gierig nach kleinen bewegten Objekten; werden diese über ihrem Kopfe außerhalb des Wassers bewegt, so schnellen sie wohl auch ein kleines Stück aus dem Wasser, um es zu haschen und rasch mit den langen, spitzen, fingerartigen Vorderpfoten ins Maul zu stopfen.

Versuche im Spektrum stellte ich zunächst so an, daß ich die Tierchen in ein passendes rechteckiges Glasgefäß brachte und an der der Lichtquelle abgewendeten Glaswand dicht über dem Wasserspiegel die kleinen Sehobjekte bewegte, so daß die Frösche diese im auffallenden Lichte in verschiedenen Farben sahen. Durch Verschieben der Objekte konnte ich wieder feststellen, daß auch für diese Frösche das Spektrum am langwelligen wie am kurzwelligen Ende ungefähr ebenso weit reicht wie für uns.

Auch Adaptationsversuche führten in den hier wesentlichen Punkten bei den Fröschen zu ähnlichen Ergebnissen wie bei Molchen und Kröten, so daß ich auf deren genauere Wiedergabe verzichten kann.

Alle meine Beobachtungen zeigen übereinstimmend, daß für Amphibien, und zwar für Vertreter der Urodelen wie der Anuren, das Spektrum am langwelligen wie am kurzwelligen Ende merklich genau so weit reicht wie für uns. Das genügend lichtschwache Spektrum ist für das dunkeladaptierte Amphibienauge am langwelligen Ende in ähnlicher Weise verkürzt wie für uns; seine größte Helligkeit liegt in der Gegend des Gelbgrün bis

Grün. Der Umfang der adaptativen Aenderungen der Lichtempfindlichkeit ist bei den untersuchten Amphibien offenbar von ähnlicher Größe wie beim Menschen.

Nachdem ich durch Untersuchung des Lichtsinnes bei Fischen gefunden hatte, daß von diesen insbesondere junge Exemplare durch ihre Neigung, nach dem für sie Hellen zu gehen, uns wertvolle Aufschlüsse über ihren Lichtsinn geben können, stellte ich auch bei unseren einheimischen Salamandern, Fröschen, Kaulquappen und Kröten derartige Versuche an, ohne bisher verwertbare Resultate zu erhalten. (Daraus ist nicht zu schließen, daß nicht bei anderen, ja auch bei den gleichen Arten, vielleicht unter wenig geänderten Bedingungen solche Versuche doch brauchbare Ergebnisse liefern. Es ist mir im Verlaufe meiner Untersuchungen mehrfach begegnet, daß zunächst ungeeignet erscheinende Arten sich später gut brauchbar erwiesen.)

Versuche, Aufschluß über den Lichtsinn bei Amphibien zu bekommen, hatten sich bisher fast ausschließlich darauf beschränkt, die unter dem Einflusse eines Reizlichtes auftretenden Bewegungen der Tiere festzustellen. Ich gebe im folgenden eine Zusammenstellung der so erhaltenen, einander vielfach widersprechenden Ergebnisse.

Die ersten einschlägigen Versuche stellte Graber (1884) mit Hilfe seiner „Zweikammermethode“ an: In einem zur Hälfte belichteten, zur Hälfte dunkel gehaltenen Kasten fand er Frösche (*Rana esculenta*) nach je $^1/_4$ Stunde in der dunklen Hälfte ein wenig häufiger als in der hellen und schloß daraus auf eine, wenn auch nicht sehr ausgesprochene „Dunkelliebe“ des Frosches; war die eine Hälfte des Kastens mit Blau, die andere mit einem für uns etwas helleren Rot bedeckt, so wurde unter 30 Fällen 26mal das Rot stärker besucht als das Blau. Graber schloß aus diesen und ähnlichen Versuchen, daß für den Frosch „Rot die absolute Lieblings-, und Blau die absolute Widrigkeitsfarbe ist“.

Kühne (1877) hatte früher eine flache Schüssel zur Hälfte mit grünem, zur Hälfte mit blauem Glase bedeckt und gefunden, daß sämtliche Tiere sich binnen kurzem im Grün zusammenfanden.

Für Kröten schloß Graber aus seinen Versuchen, daß ihnen „das Grün angenehmer zu sein scheine als das Rot“; für *Triton* sollte „Rot die absolute Lieblings- und ultraviolettreiches Blau die absolute Unlustfarbe sein, und die Farbenvorliebe von Rot gegen Ultraviolett hin stetig abnehmen“.

Es bedarf keiner Betonung, daß alle diese Versuche für die Frage nach dem Farbensehen der Amphibien keinerlei Wert haben.

E. Torelle (1903) fand *Rana virescens* und *Rana clamata* positiv phototaktisch, einerlei ob das einfallende Licht den Frosch von oben, von der Seite oder von unten traf; doch gingen die Tiere aus der Sonne in den Schatten, auch wenn sie dabei vom Lichte weg und in rechtem Winkel zu den Lichtstrahlen sich bewegten; bei Verdunkeln eines Auges stellten sie sich schräg zur Lichtquelle. Die positive Reaktion ward lebhafter bei Erhöhung der Temperatur auf 30°, bei Herabsetzung auf 10° verwandelte sie sich in negative Phototaxis. Kam in ihren Behälter von der einen Seite rotes, von der anderen grünes, gelbes oder blaues Licht, so gingen sie immer vom Rot weg. (Das Licht wurde bei diesen Versuchen durch farbige Lösungen gefärbt.) Pearse (1910) und Mast (1911) fanden, daß Kröten, denen sie ein Auge zerstört hatten, leichte Neigung zeigen, sich nach der Seite des blinden Auges zu drehen, als wollten die Tiere versuchen,

das gesunde dem Lichte voll auszusetzen und zum Lichte zu gehen. (Wir werden später sehen, daß lichtliebende Schmetterlinge, Amphipoden und Fliegen [s. d.] nach einseitiger Blendung in der Richtung der gesunden Seite kriechen.)

Zu entgegengesetzten Ergebnissen wie TORELLE war früher LOEB (1890) gekommen. Nach ihm bewegen sich die Frösche von der Lichtquelle fort; in einem sargartigen, langen Kasten, durch dessen quere kleine Wand Licht einfiel, gingen die Tiere an die entgegengesetzte und blieben dauernd an dieser sitzen, einerlei, ob von der anderen farbloses, rotes oder blaues Licht kam; fiel durch die eine Querwand blaues, durch die andere rotes Licht, so bewegten sie sich vom blauen fort, auch dann, wenn die Oeffnung, durch welche die stärker brechbaren Strahlen einfielen, viel kleiner gemacht wurde, als die Oeffnung für die schwächer brechbaren. LOEB schloß aus seinen Versuchen, daß auch beim Frosche „die stärker brechbaren Strahlen richtend auf die Tiere einwirken". Die schwächer brechbaren Strahlen sollten in genau gleicher Weise wirken, nur sei die Wirksamkeit der stärker brechbaren eine viel größere.

PLATEAU wiederum (1889) hielt *Rana temp.*, da die Tiere in einem dunklen, von einer Seite belichteten Kasten auf das Fenster zusprangen, für positiv phototropisch. COLE (1907) experimentierte an einem kleinen Frosch *Acris gryllus*, der, auf einem Tische unter eine elektrische Lampe gesetzt, große Neigung zeigte, in der Richtung nach dieser zu springen. COLE prüfte das Verhalten solcher Tiere gegenüber zwei verschieden großen Lichtquellen, die aber eine in der Mitte zwischen ihnen gelegene Stelle gleich stark belichteten. Die eine Lichtquelle hatte eine Fläche von 41 qcm, die der anderen war nur den 10000. Teil so groß, also angenähert punktförmig. Wurden die Tiere in die Mitte zwischen beiden Lichtquellen gesetzt, so wendeten sie sich beträchtlich häufiger der größeren als der punktförmigen Lichtquelle zu.

Bei etwaiger Wiederholung derartiger Versuche wäre auf gleichen Adaptationszustand beider Augen der Versuchstiere zu achten, was bei COLEs Versuchen nicht geschah; ich verweise auf meine oben (p. 568 und p. 587) angeführten Versuche an Hühnern und Schildkröten, deren Augen sich in verschiedenen Adaptationszuständen befanden. Weiter ist folgendes zu berücksichtigen: Die Netzhaut der Frösche zeigt nicht an allen Stellen gleichen Bau; bei den bisher genauer untersuchten Froscharten findet sich ein kleiner Streif, der etwas oberhalb des Sehnerveneintrittes quer durch die Netzhaut zieht und zweifellos als Streif des deutlichsten Sehens anzusprechen ist (FICK). Nach Analogie mit dem menschlichen Auge ist wahrscheinlich, daß derselbe Lichtreiz wesentlich verschieden auf die Tiere wirken kann, je nachdem er mehr „zentrale" (d. h. dem Streifen des deutlichsten Sehens näher gelegene) oder mehr exzentrische Netzhautstellen trifft; es kommt hier in Betracht, was HERING als das „Gewicht" einer Empfindung bezeichnet hat. Fallen die Bilder beider Reizflächen in COLEs Versuchen auf exzentrische Netzhautstellen, so wird ceteris paribus von der größeren Reizfläche leicht ein Teil sich näher dem Streifen des deutlichsten Sehens abbilden, als die punktförmige Lichtquelle im anderen Auge. Jedenfalls können auch bei gleicher Lichtstärke beider Reizlichter durch die eben erwähnten Umstände schwer zu übersehende Verschiedenheiten der physiologischen Bedingungen geschaffen werden.

Bei Untersuchung von *Rana clamata* fand COLE in Uebereinstimmung mit den früheren Untersuchungen von TORELLE, daß sie bei gewöhnlicher Zimmertemperatur (20° C) positiv phototropisch

waren; sie verhielten sich dann ähnlich wie *Acris gryllus*. Bei Herabsetzung der Temperatur von 20 auf 6—10° wurden auch sie gegen Licht negativ, und dementsprechend kehrten sie sich bei jenen Versuchen in größerer Zahl der kleineren Lichtquelle zu oder verhielten sich indifferent. —

Wir sahen oben, daß die Untersuchung der Aktionsströme bei Vögeln und Reptilien bisher keine für unsere Fragen verwertbare Resultate geliefert hat. Dagegen steht nach Versuchen von Himstedt und Nagel (1902) das Ergebnis der Messung der Aktionsströme am Froschauge in Einklang mit meinen oben mitgeteilten Befunden über den Lichtsinn der Amphibien.

Die enukleierten Froschaugen wurden von diesen Autoren in geeigneter Weise jeweils für 10 Sekunden in die verschiedenen Strahlen des Spektrums gebracht und die dadurch ausgelösten Aktionsströme an einem d'Arsonvalschen Galvanometer abgelesen. Für helladaptierte Froschaugen war die Erregung im Rot ziemlich schwach, stieg in Orange rasch an und erreichte das Maximum im reinen Gelb „ziemlich genau bei der D-Linie". Von da an nahm die Erregungswirkung im Grün, Blau und Violett ziemlich langsam wieder ab. Bei dunkeladaptierten Froschaugen fand sich das Maximum der Erregungswirkung deutlich ins Grün verschoben, bis in die Gegend der Thalliumlinie; die Verschiebung war um so ausgesprochener, je geringer die Lichtstärke des Reizlichtes war. Die Autoren schlossen aus ihren Versuchen, daß die gefundenen Verschiedenheiten der Aktionsströme im hell- und dunkeladaptierten Auge auf wechselnder Beteiligung von Stäbchen und Zapfen bei dem Zustandekommen der Reaktion beruhten. Dunkeladaptierte Froschaugen gaben erheblich stärkere Ströme als helladaptierte. —

Endlich seien noch die bisher vorliegenden Angaben über Wirkung von Röntgenstrahlen auf die Augen der Frösche und einiger anderer Wirbeltiere aufgeführt. Himstedt und Nagel (1902) fanden das Froschauge durch Röntgenstrahlen erregbar; im Zustande der Dunkeladaptation untersucht zeigte es auch bei Einwirkung ultravioletter Strahlen die für Reizung charakteristischen Schwankungen. Weiter ließ sich auch bei der Eule unzweifelhafte Empfindlichkeit gegen Röntgenstrahlen nachweisen, nicht dagegen bei Taube, Huhn und Schildkröte. Der Effekt der Reizung mit Licht war jenem der Reizung mit Röntgenstrahlen qualitativ gleichartig, nur viel größer als letzterer (bei der Taube wirkte auch die Lichtreizung nicht oder nicht sicher).

Wiederholt wurde zu ermitteln versucht, ob bzw. in welcher Weise Licht auf Amphibien nach Ausschalten der Augen wirkt.

Graber (1884) blendete Tritonen durch Ausreißen der Bulbi und fand sie auch dann noch „gegen größere Helligkeitsdifferenzen empfindlich" (sie zeigten eine Vorliebe für den dunklen Bassinteil), ferner „farbenempfindlich" (sie zogen Rot dem Blau vor). Er glaubt, daß die Reaktionen „auf qualitative und nicht etwa auf quantitative Lichtdifferenzen" zu beziehen seien, und spricht von „auf photodermatischen Empfindungen beruhenden Gefühlserregungen, die gerade so wie die durch photommatische Perzeptionen bedingten, und zwar auch in gleichem Sinne, einerseits von der Qualität und andererseits von der Intensität des vorhandenen Reizes abhängig sind". (Ueber entsprechende Versuche bei *Blatta* s. u.).

Cole fand (1907), daß von 4 Fröschen, welchen er die Sehnerven durchschnitten hatte, 3 noch „positiv phototropisch“ waren, was auch er auf Wahrnehmung der Lichtreize durch die Haut bezieht. Die Tiere waren aber jetzt nicht mehr wie vorher imstande, zwischen zwei gleich lichtstarken, aber verschieden großen Lichtquellen zu unterscheiden. Cole meint, dieses Verhalten der Frösche unter solchen Umständen könne direkt mit jenem augenloser Tiere, wie z. B. des Regenwurmes, verglichen werden.

Schon früher hatte Parker (1904) *Rana pipiens* bei Licht von 1—20,48 Meterkerzen positiv phototropisch gefunden, und zwar ebensowohl, wenn die Haut bedeckt und nur die Augen belichtet, als auch, in der Regel, wenn nach Entfernung von Hirn und Augen die Haut belichtet wurde; danach sei neben den Augen auch die Haut als rezeptives Organ für den Phototropismus anzusehen.

Weiter ist hier der Beobachtungen Koranyi's (1892) zu gedenken, der, von Moleschotts Untersuchungen über die anregende Wirkung des Lichtes auf den Stoffwechsel geblendeter und normaler Frösche ausgehend, den Versuch machte, durch Belichtung der Froschhaut reflektorische Bewegungen auszulösen; dies gelang ihm, nachdem er durch Bedecken des freigelegten Hirnes mit Fleischextrakt die Reflexerregbarkeit außerordentlich gesteigert hatte: Wurde mittels einer Glaslinse das Bild einer Gasflamme unter Ausschaltung der Wärmestrahlen auf der Rückenhaut entworfen, so trat regelmäßig Bewegung der Beine ein; „jede Veränderung der Lichtintensität wirkte auf die Froschhaut als reflexauslösender Reiz“.

Pearse (1910) fand unter den Amphibien einen Teil „positiv heliotropisch“, den anderen negativ. Von den ersteren zeigten die meisten auch nach Entfernung der Augen ähnliche photische Reaktionen wie die normalen Tiere. Augenlose Kröten bewegten sich bei einseitiger Belichtung nach der belichteten Seite. Augenlose *Cryptobranchus* und *Necturus* sollen am stärksten bei Belichtung des Schwanzes reagieren, während bei der Kröte die Haut überall angenähert gleich empfindlich sei. (Unter den von Pearse untersuchten Amphibien war nur *Cryptobranchus* stärker photokinetisch.) Die tropischen Reaktionen waren bei normalen Amphibien im blauen Lichte am stärksten, bei augenlosen zeigten die blauen Strahlen des Spektrums keine solche Kraft im Vergleich mit den langwelligen. Pearse meint danach, die Haut sei in der ganzen Ausdehnung des sichtbaren Spektrums empfindlich, dagegen zeige nur das Auge Farbenempfindlichkeit, doch sei es möglich, daß diese supponierte Farbenempfindlichkeit nur auf Wirkungen zurückzuführen sei, die für das Amphibienauge bloß Intensitätsverschiedenheiten bildeten.

Auch die Angaben über Lichtempfindlichkeit bei *Proteus anguineus* mit seinen rudimentären Sehorganen mögen hier Platz finden. Configliachi und Rusconi erwähnten schon 1819, daß *Proteus* bei Belichtung unruhig wird und tunlichst nach dem Dunkeln flüchtet; ähnliches sah Semper (1881). R. Dubois (1890) fand, daß Bestrahlung von *Proteus* mit mäßig hellem Lichte nach einer mittleren Latenzzeit von 11 Sekunden Bewegungen der im Dunkeln fast ganz unbeweglichen Tiere hervorruft. (In 4 Fällen unter 43 dauerte die Latenzperiode $^1/_2$ Minute, in 2 über 1 Minute.) Er fand hauptsächlich Kopf und Schwanz empfindlich. Daß wirklich die Haut empfindlich sei, schloß er aus Versuchen, bei welchen Kopf und Augen mit einer schwarzen Maske bedeckt waren. Bei Uebergang vom Dunkel zum Hellen erfolgte bei so geblendeten Tieren die Reaktion im Mittel nach 24 Sekunden. Bei Untersuchung mit farbigen Lichtern war die Reihenfolge der bevorzugten

Lichter: Schwarz, Rot, Gelb, Grün, Violett, Blau, Weiß. Die Reaktionszeiten bei Bestrahlung mit farbigen Glaslichtern betrugen im Mittel bei Uebergang vom Dunkel zu Violett 20 Sekunden, zu Blau 23 Sekunden, zu Rot 16 Sekunden, zu Grün 13 Sekunden, zu Gelb $10^1/_2$ Sekunden.

E. Fische.

Zur Untersuchung des Lichtsinnes bei Fischen schlug ich zwei verschiedene Wege ein. Meine erste Methode gründet sich auf die Beobachtung, daß insbesondere Jungfische vieler Arten eine ausgesprochene Neigung zeigen, die jeweils für sie hellste Stelle ihres Behälters aufzusuchen [1]), und daß sie durch die Art, in der sie auf Lichtstärkenunterschiede reagieren. uns über die Helligkeit, in der ihnen verschiedene Strahlungen erscheinen, ziemlich genaue Auskunft geben können. Mit der zweiten, auch bei größeren bzw. ausgewachsenen Fischen anwendbaren Methode ermittelte ich die Sichtbarkeit bzw. Unsichtbarkeit wirklichen oder nachgemachten Futters, das mit homogenen oder Pigmentlichtern gefärbt oder in farblos grauen Tönen von verschiedener Helligkeit den Fischen auf farblosem oder farbigem Grunde geboten wurde.

Die Ergebnisse, zu welchen ich mit diesen beiden, voneinander ganz unabhängigen Methoden gelangte, zeigen in sämtlichen hier wesentlichen Punkten weitgehende Uebereinstimmung. In allen meinen Versuchen verhielten die Fische sich so, wie es der Fall sein muß, wenn ihre Sehqualitäten ähnliche oder die gleichen sind, wie die eines total farbenblinden Menschen.

Meine Versuche an Jungfischen erstrecken sich auf folgende Arten: Unter den Seefischen in erster Linie *Atherina hepsetus* und *Mugil* (sp.?); an *Sargus vulgaris* und *Charax* stellte ich bisher erst einige wenige Beobachtungen an, nach welchen diese Fische sich im wesentlichen ähnlich zu verhalten scheinen wie *Atherina*. Von Süßwasserfischen untersuchte ich bisher Jungfische von Karpfen, von *Leuciscus rutilus* und *Alburnus lucidus*, ferner von einer Weißfischart (wahrscheinlich *Squalius cephalus*). Von *Mugil* sowie von der Ellritze (*Phoxinus laevis*) untersuchte ich vielfach auch größere Exemplare. Alle diese Fische zeigten in allen hier in Betracht kommenden Beziehungen weitgehende Uebereinstimmung ihres Verhaltens. Es ist danach zu vermuten, daß ähnliches wenigstens für einen größeren Teil der Teleosteer zutreffen dürfte. Doch betone ich auch hier aufs neue, daß aus meinen Befunden an einigen Fischarten noch nicht auf gleiches Verhalten bei sämtlichen anderen geschlossen werden darf.

Versuche, die ich mit jungen Bachforellen, Aalen, Hechten und Saiblingen anstellte, führten bisher noch nicht zu genügend verwertbaren Ergebnissen.

Zunächst sei das Verhalten der Jungfische im Spektrum geschildert; ich brachte zu diesem Zwecke in der Regel etwa 50 bis 60 Tiere in ein 27 cm breites und 18 cm hohes Bassin mit planparallelen Spiegelglaswänden, die Dicke der Wasserschicht betrug

1) Daß auch erwachsene Fische zum Teile in ausgesprochener Weise zum Lichte gehen, ist ja bekannt und wird z. B. bei manchen Methoden des Fischfanges benutzt. Zu meinen Zwecken waren jugendliche Fische wohl hauptsächlich deshalb geeigneter, weil sie noch nicht die Scheu vor Annäherung etc. zeigen, wie größere Tiere. Es war bisher nie versucht worden, die Neigung der Fische, zum Hellen zu schwimmen, zur Untersuchung ihres Lichtsinnes zu benutzen.

etwa $5^1/_2$ cm; im allgemeinen waren die Bassins etwa 5—15 cm hoch mit Wasser gefüllt.

Zur Bestrahlung der Bassins mit homogenen Lichtern diente anfänglich eine kleine ZEISSsche Bogenlampe von 120 Normalkerzen, die mit Konvexlinse, Spaltvorrichtung und geradsichtigem Prisma in passender Weise verbunden wurde. Durch eine zweite, vor dem Prisma innerhalb gewisser Grenzen verschieblich angebrachte Linse konnte den Strahlen des Spektrums die gewünschte Richtung gegeben werden. Bei späteren Versuchen benützte ich stärkere Bogenlampen oder eine 500-kerzige Nernstlampe. Die Untersuchungen wurden bei verschiedenen Spaltbreiten und verschiedenen Abständen der Bassins von der Lichtquelle häufig wiederholt. Der Beobachter befand sich in der Regel hinter dem Bassin und verfolgte die Bewegungen der Tiere im durchfallenden Lichte.

Stellt man ein Bassin mit Jungfischen, die eine halbe Stunde oder länger dunkel gehalten waren, so auf, daß die Breite des Spektrums ungefähr der Breite des Bassins entspricht, also dessen verschiedene Teile von verschiedenen homogenen Lichtern durchstrahlt werden, so schwimmen bald fast alle Tiere in der Richtung gegen das Gelbgrün bis Grün des Spektrums, in wenigen Sekunden hat sich die große Mehrzahl der Fischchen hier gesammelt. Schon im Gelb sind sie jetzt wesentlich spärlicher, nach dem Gelbrot nimmt ihre Zahl rasch beträchtlich ab, und im Rot des Spektrums bleiben im allgemeinen wenige oder gar keine Fische, ebenso in den dunklen, dem Ultrarot entsprechenden Partien des Bassins. Auch nach der anderen Seite des Grün, gegen das kurzwellige Ende des Spektrums zu, nimmt die Zahl der Fische beträchtlich, doch nicht so rasch ab, wie gegen das langwellige Ende; im Grünblau bis Blau bleibt meist noch eine, freilich nicht große Zahl von Fischen, die gegen das Violett hin immer kleiner wird. Fig. 2 zeigt die Verteilung der Fische (Atherinen) in einem gegebenen Momente.



Fig. 2. Atherinen im Spektrum. Die Neigung, nach der Gegend des Gelbgrün bis Grün zu schwimmen, ist deutlich.

Das Bild ist in der Weise hergestellt, daß von einer photographischen Blitzlichtaufnahme die Stellung jedes einzelnen Fisches mittels Pausverfahrens übertragen und die so entstandene Zeichnung mit den zur Orientierung im Spektrum erforderlichen Eintragungen versehen wurde (Genaueres siehe in meiner ersten Abhandlung, 1909). Die punktierten Striche zeigen die von mir am Bassin selbst bestimmten Gegenden des reinen Gelb, Grün und Blau an. Die Bezeichnung der Gegend der Linien D, E, b und F erfolgte auf Grund spektrometrischer Bestimmungen. Selbstverständlich macht eine solche Methode noch nicht Anspruch auf sehr große Genauigkeit, kann aber für eine vorläufige Orientierung wohl genügen.

Oft kontrollierte Messungen zeigten übereinstimmend, daß die Fische sich am zahlreichsten in der etwa den Linien E bis b des Spektrums entsprechenden Gegend sammeln.

Die Richtung, in der das Licht ins Wasser eintritt, war bei meinen Versuchen in der Hauptsache belanglos: Wenn ich die homogenen Lichter mittels Spiegelvorrichtung senkrecht von oben einfallen ließ, was ja den normalen Verhältnissen mehr entspricht, so zeigte sich die Ansammlung im Gelbgrün bis Grün in ähnlicher oder gleicher Weise wie bei seitlich einfallendem Lichte. Daher wurde zu allen folgenden Versuchen ausschließlich letztere, als die zur Beobachtung zweckmäßigere Anordnung benützt.

Waren länger dunkel gehaltene Atherinen für etwa $^1/_2$ Minute in ein mäßig lichtstarkes Spektrum gebracht, so daß sich die Mehrzahl im Gelbgrün bis Grün gesammelt hatte, und setzte ich nun die Lichtstärke des Spektrums durch Verengern des Spaltes langsam herab, so war meist in dem Verhalten der Tiere zunächst keine deutliche Aenderung wahrzunehmen; sowie aber die Lichtstärke unter ein gewisses Maß herunterging, hörten die lebhaften Bewegungen der kleinen Flossen fast plötzlich auf, und die Tierchen ließen sich langsam zu Boden sinken. Rasche Erweiterung des Spaltes brachte sofort wieder lebhafte Bewegung in die Schar.

Haben sich in dem von einem mäßig lichtstarken Spektrum bestrahlten Bassin die Tiere vorwiegend im Gelbgrün bis Grün zusammengedrängt, so schwimmen sie innerhalb dieser relativ schmalen Zone lebhaft hin und her. Verschiebt man durch eine entsprechende kleine Bewegung der großen Konvexlinse vor dem Prisma das Spektrum um einige Zentimeter nach links, so haben sich in wenigen Sekunden nahezu sämtliche Fischchen nach links gedreht und schwimmen, größtenteils parallel zueinander, wieder der Gegend des Grün zu; wird das Spektrum nun rasch in der entgegengesetzten Richtung verschoben, so macht die ganze Schar kehrt und eilt wieder zum Grün. Ohne

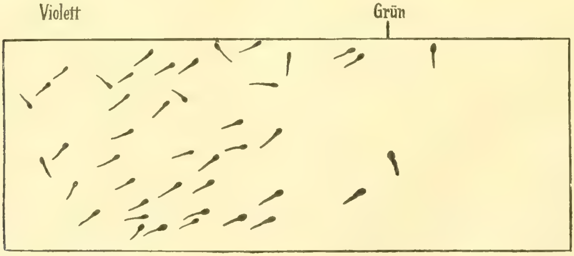


Fig. 3. Atherinen, die durch den Schatten eines schwarzen Kartons ins Violett gedrängt worden waren, in den ersten Sekunden nach Wegziehen des Kartons.

das Spektrum zu bewegen, kann man durch passende Beschattung die Tiere nach beliebigen Richtungen schwimmen lassen: Schiebt man vor der dem Spektrum zugekehrten Glaswand des Bassins von der Seite her einen breiten schwarzen Karton so vor, daß seine vertikale Kante, etwa vom langwelligen Ende kommend, allmählich über das Grün fortwandert, so schwimmen die Tiere, den Schatten fliehend, so vollzählig nach dem Blau, daß oft auch nicht ein einziges im Dunkel

zurückbleibt. Man kann sie so sämtlich bis weit ins Violett drängen; sowie man den Karton wegzieht, schwimmen alle rasch wieder dem Grün zu (s. Fig. 3).

In ähnlicher Weise kann man die Tiere nach dem Rot drängen; hier kommen aber besondere Eigentümlichkeiten in Betracht, die weiter unten ausführlicher zu besprechen sind.

Hält man vor einem Bassin, in dem die Fischchen sich im Gelbgrün bis Grün reichlich angesammelt haben, den mittleren Teilen des Spektrums entsprechend einen schwarzen Kartonstreif von solcher Breite vor, daß etwa die Gegend zwischen dem Rotgelb und Grünblau des Spektrums verdunkelt wird, so verteilen die in diesem Bezirke zahlreich vorhandenen Tiere sich in wenigen Sekunden gegen das langwellige und gegen das kurzwellige Spektrumende. Zieht man jetzt den Kartonstreif weg, so kehren beide Gruppen rasch um und eilen in der Richtung nach dem Grün aufeinander zu (Fig. 3a). Wird ein schwarzer Streif von solcher Breite vor das Bassin gehalten, daß einerseits nur das gelbliche Rot und Rot, andererseits das für unser helladaptiertes Auge beträchtlich weniger helle Blau und Violett ins Bassin fallen, so sammeln sich im allgemeinen viel mehr Fische in dem blau- bezw. violett bestrahlten Bassinteile als in dem rot bestrahlten.

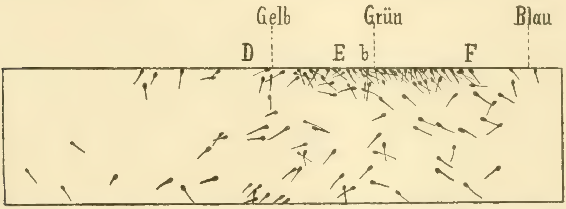


Fig. 3a. Atherinen, unmittelbar nach Wegziehen eines die mittleren Spektrumpartien ausschaltenden Kartonstreifs (s. Text).

Ewald Herings klassische Untersuchungen (1891) haben uns gelehrt, daß das normale menschliche Auge bei genügender Dunkeladaptation das lichtschwache, ihm farblos erscheinende Spektrum in der Gegend der Linien E bis b am hellsten sieht; die Helligkeit nimmt für ein solches Auge gegen das langwellige Ende des Spektrums rasch ab, so daß es hier verkürzt erscheint, nach dem kurzwelligen Ende ist die Helligkeitsabnahme eine langsamere. Ebenso wie der normale Dunkeladaptierte das lichtschwache, sieht der total Farbenblinde das Spektrum bei allen Lichtstärken: während dem normalen, helladaptierten Auge das lichtstarke Spektrum in der Gegend des Gelb am hellsten erscheint, liegt für den total Farbenblinden die Stelle der größten Helligkeit in der Gegend des Gelbgrün bis Grün; ferner ist für letzteren das Spektrum am langwelligen Ende verkürzt.

Dem mit den einschlägigen Verhältnissen Vertrauten fiel schon bei den ersten vorher geschilderten Versuchen die Aehnlichkeit zwischen der Verteilung der Fischchen im Spektrum und der Helligkeitsverteilung in diesem für den total farbenblinden Menschen auf. In der Tat sieht man nicht selten, insbesondere bei solchen Tieren, die sich

gern in den unteren Wasserschichten aufhalten, daß sie, in den dem Gelbgrün bis Grün entsprechenden Spektrumteilen sich zusammendrängend, hier nicht mehr nebeneinander Platz haben und sich daher übereinander schichten; da, wo sie sich am dichtesten zusammendrängen, wird diese Schicht am höchsten. Der Raum, den die Tiere im Spektrum vorwiegend ausfüllen, wird dann im großen und ganzen ungefähr durch eine Kurve begrenzt, deren Gipfel in der Gegend des Gelbgrün bis Grün liegt, und die nach dem langwelligen Ende steil, nach dem kurzwelligen Ende weniger steil abfällt.

Ich bemühte mich nun zu ermitteln, ob und inwieweit etwa eine derartige Uebereinstimmung durch messende Untersuchungen festgestellt werden könne.

Eine charakteristische Eigentümlichkeit des normalen dunkeladaptierten Menschenauges bei geringen Lichtstärken wie des total farbenblinden bei jeder Lichtstärke ist die Verkürzung des Spektrums am langwelligen Ende. Ich versuchte also zunächst festzustellen, ob für die Fische das Spektrum am langwelligen Ende im Vergleiche mit dem bei mittleren oder höheren Lichtstärken sehenden normalen Menschenauge verkürzt erscheint. Daß dies bei allen bisher untersuchten Fischen in der Tat der Fall ist, konnte ich mit verschiedenen Methoden eindringlich zeigen; auf einige von diesen kommen wir weiter unten zu sprechen. Hier genüge zunächst folgendes:

Wir sahen, daß man durch den Schatten eines schwarzen Kartons, der vom langwelligen Ende her vor das Bassin geschoben wird, die Fische bis ins äußerste Violett treiben kann; dieses erscheint ihnen also immer noch deutlich heller, als der beschattete Teil des Bassins. Schiebt man einen Karton vom kurzwelligen Ende her über das Grün hin vor, so weichen die Fische zunächst in ähnlicher Weise nach dem Gelb und Gelbrot aus; ist man mit dem Karton über das Gelb hinaus bis zum Gelbrot gekommen, so sind jetzt die Tierchen auf eine Zone zusammengedrängt, deren eine Grenze dem Schatten des Kartons im gelblichen Rot bis Gelbrot entspricht; an dieser drängen sie sich besonders dicht, gegen das rote Ende des Spektrums hin sind sie spärlicher. Schiebt man nun den Karton noch ein wenig weiter gegen das langwellige Ende vor, so daß vom Spektrum für den durch das Bassin blickenden Beobachter ein immerhin noch ziemlich helles Rot sichtbar ist, so fangen jetzt die Fische an, nach beiden Seiten, einerseits nach dem Ultrarot, andererseits nach dem Schatten des Kartons, ins Dunkle zu schwimmen. Dieses für uns noch ziemlich helle Rot lockt also unsere Fische nicht mehr an, *es wirkt auf sie nicht anders als das Dunkel hinter dem Karton und im Ultrarot.* Helladaptierte Fische verhalten sich in dieser Beziehung nicht anders als dunkeladaptierte. [Auf die fehlerhaften Angaben Bauers (1910, 1911) über eine „spezifische" Wirkung roter Lichter auf helladaptierte Atherinen ist nicht einzugehen, nachdem ich sie an anderer Stelle (1911) eingehend widerlegt habe.] Daß auch für die Augen *erwachsener* Fische rote Strahlungen einen außerordentlich geringen Helligkeitswert haben, konnte ich mit den sogleich zu besprechenden Fütterungsmethoden eindringlich dartun.

Meine nächste Aufgabe war, festzustellen, ob auch die relativen Helligkeiten der einzelnen homogenen Lichter für die von mir untersuchten Jungfische ähnliche oder die gleichen sind, wie für den total

farbenblinden Menschen. Ich ermittelte zunächst, ob die Fische auf genügend kleine Lichtstärkenunterschiede reagieren, um einigermaßen genaue Gleichungen zwischen verschiedenen homogenen Lichtern einerseits und einem Mischlichte von konstanter Zusammensetzung, aber meßbar variabler Lichtstärke andererseits herstellen zu können. Einige Vorversuche machten es wahrscheinlich, daß solche Messungen in der Tat möglich sein würden. War z. B. die Lichtstärke in einer Bassinhälfte = 1, die in der anderen = 1,22, so wandte sich bald die Mehrzahl der Fischchen der letzteren zu.

Versuche zur Herstellung von Helligkeitsgleichungen zwischen homogenen und Mischlichtern nahm ich im wesentlichen so vor, daß die eine Bassinhälfte mit dem zu untersuchenden homogenen Lichte bestrahlt wurde, die andere, in scharfer Grenze an erstere anstoßende, mit dem in seiner Lichtstärke meßbar variablen Mischlichte, das so lange variiert wurde, bis die Fische sich in beiden Hälften angenähert gleichmäßig verteilten.

Im einzelnen wurde die Versuchsanordnung mehrfach variiert, worauf hier nicht näher einzugehen ist.

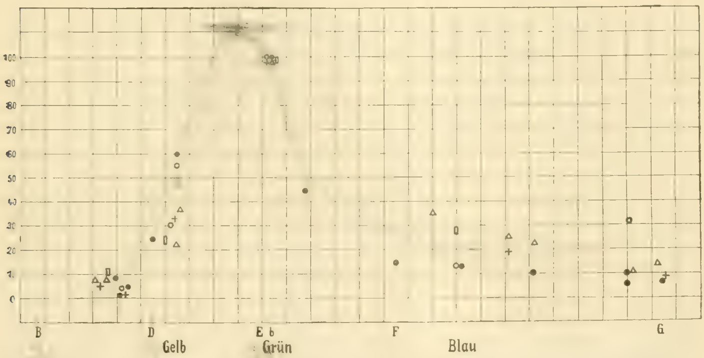


Fig. 4. Kurve der relativen Helligkeiten der verschiedenen homogenen Lichter für die von mir untersuchten Fische.

In dem beigefügten Diagramm (Fig. 4) habe ich die Ergebnisse von fünf bei verschiedenen Fischarten mit der angedeuteten Methode angestellten Versuchsreihen graphisch verzeichnet. Die der ersten Beobachtungsreihe zugehörigen Ergebnisse sind mit einem Ringe, die der zweiten bezw. dritten und vierten zugehörigen mit einem Punkte bzw. Kreuze oder Dreieck, die mit der letzten Methode erhaltenen mit einem □ bezeichnet. Die Lichtstärke bei jenem Abstande des Meßlichtes (Nernstlampe), bei welchem die Fische sich in beiden Hälften angenähert gleichmäßig verteilten, wenn an der Grenze die für sie hellste Gegend des Gelbgrün bis Grün eingestellt war, wurde in jeder Versuchsreihe als Lichtstärken-Einheit angenommen und aus den zur Gleichung mit anderen homogenen Lichtern erforderlichen Abständen der Lampe jedesmal die entsprechende Lichtstärke berechnet.

Meine Messungen zeigen, daß mit den von mir benutzten Fischen die Herstellung von Helligkeitsgleichungen zwischen homogenen und Mischlichtern so weit möglich ist, um einige fundamental wichtige Tatsachen über das Sehen der Fische erkennen zu lassen.

In Fig. 5 gibt die ausgezogene Linie die Kurve der weißen Valenzen des Spektrums für den total farbenblinden Menschen bei jeder Lichtstärke, die gestrichelte jene für ein normales dunkeladaptiertes Auge bei sehr geringen Lichtstärken nach Ewald Herings berühmten Messungen wieder. Die Uebereinstimmung zwischen diesen und den von mir für die Fische gefundenen Werten ist in den hier in Betracht kommenden Punkten eine überraschende.

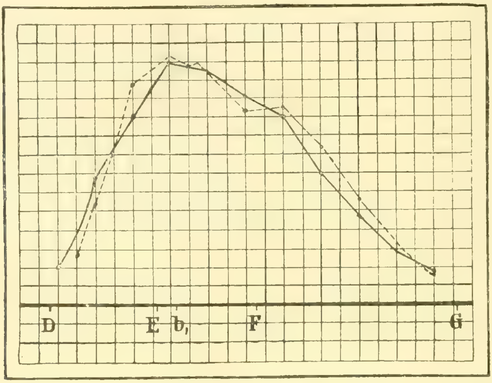


Fig. 5. Kurven der relativen Helligkeiten der homogenen Lichter für das total farbenblinde und für das normale dunkeladaptierte Menschenauge (nach Hering).

Aus den bisher mitgeteilten Untersuchungen ergibt sich folgendes: Für die in Rede stehenden See- und Süßwasserfische liegt die hellste Stelle des Spektrums in der Gegend des Gelbgrün bis Grün. Die Helligkeit nimmt für sie von hier gegen das langwellige Ende rasch ab und ist schon in der Gegend des Gelb wesentlich kleiner als in der Gegend des Gelbgrün bis Grün; die gelbroten und roten Strahlen des Spektrums haben für diese Fische nur einen sehr kleinen Helligkeitswert. Nach dem kurzwelligen Ende von der Gegend des Gelbgrün bis Grün nimmt gleichfalls die Helligkeit des Spektrums für sie ab, doch weniger rasch als nach dem langwelligen.

Die Fische verhielten sich also bei allen meinen Untersuchungen annähernd (oder genau) so, wie total farbenblinde Menschen bei jeder und wie normale dunkeladaptierte Menschen bei herabgesetzter Lichtstärke sich verhalten würden, die, unter entsprechende Verhältnisse gebracht, nach den jeweils für sie hellsten Stellen strebten.

Die bisher beschriebenen Beobachtungen nahm ich aus Gründen, die zum Teile aus dem Folgenden erhellen, an solchen Fischen vor, die vor Beginn des Versuches längere Zeit dunkel gehalten waren. Benützt man Fische, die vorher längere Zeit stärkerem Lichte ausgesetzt gewesen waren, so zeigen sie in einem lichtschwächeren Spektrum, in dem aber lange dunkel gehaltene Tiere sich schon im Gelbgrün bis Grün sammeln, zunächst noch keine deutlich ausgesprochene Schwimmrichtung; wird aber die Lichtstärke des Spektrums genügend erhöht, so schwimmen jetzt auch die vorher lange belichtet gewesenen

Fische nach der Gegend des Gelbgrün bis Grün, ähnlich wie es die vorher dunkel gehaltenen auch in lichtschwächeren Spektren tun. Auch für sie ist also das Spektrum in der Gegend des Gelbgrün bis Grün am hellsten, und seine Lichtstärke nimmt von da gegen das Rot hin rasch, gegen das Blau und Violett langsamer ab. Zuweilen hatte ich den Eindruck, daß bei solchen lange belichtet gewesenen Tieren die Zahl nach dem Blau und Violett hin etwas rascher abnahm als bei den lange dunkel gehaltenen, doch war dieser Befund nicht konstant, der Unterschied häufig auch nur unbedeutend (s. u.).

Für die uns beschäftigenden Fragen war es von Wichtigkeit, nicht nur über die relativen Helligkeiten der verschiedenen farbigen Lichter für das Fischauge Aufschluß zu bekommen, sondern, soweit möglich, auch darüber, ob die Helligkeit, in der ein bestimmtes Licht dem Fischauge erscheint, eine wesentlich andere ist als die, in welcher wir es unter gleichen Bedingungen sehen. Es wäre ja z. B. nicht undenkbar, daß bei unseren Fischen verhältnismäßig viel größere Lichtstärken erforderlich wären als bei uns, um eine eben merkliche Lichtwahrnehmung auszulösen; wenn das der Fall wäre, so würden die bei den bisher besprochenen Versuchen benützten, uns ziemlich hell erscheinenden farbigen Lichter auf die Fische ähnlich wirken können, wie etwa die Lichter eines sehr lichtschwachen Spektrums auf unser Auge, und es wäre denkbar, daß auf solche Weise die von mir für die Fische gefundene Helligkeitsverteilung im Spektrum erklärt werden könnte. Freilich mußte solches schon deshalb wenig wahrscheinlich sein, weil ich, wie erwähnt, bei sehr verschiedenen Lichtstärken der Reizlichter, also bei entsprechend verschiedenen Adaptationszuständen meiner Fische stets im wesentlichen ähnliche oder gleiche Ergebnisse erhalten hatte. Immerhin schienen einschlägige Versuche wünschenswert, die auch in anderer Hinsicht von Interesse sein mußten und die in der Tat die Unhaltbarkeit der eben angedeuteten Möglichkeit eindringlich dartun. Ich ging zu dem Zwecke so vor, daß ich die schwächsten Reizlichter bestimmte, die eine deutliche Ansammlung der Fische im belichteten Bassinteile hervorzurufen imstande waren. Diese Versuche wurden bei möglichst verschiedenen Adaptationszuständen angestellt und führten somit gleichzeitig zur messenden Bestimmung des Umfanges der adaptativen Aenderungen im Fischauge.

Zu diesen Messungen, auf die wir später mehrfach zurückkommen werden, bediente ich mich der folgenden Vorrichtung: Im Innern eines mit mattschwarzem Tuchpapier ausgeschlagenen Tunnels von 3 m Länge war eine fünfkerzige Mattglasbirne L meßbar verschieblich. Sie belichtete eine mattweiße Fläche F, die am Ende des Tunnels unter einem Winkel von 45° zu dessen Achse aufgestellt war; das von dieser Fläche diffus zurückgeworfene Licht gelangte durch einen entsprechenden Ausschnitt

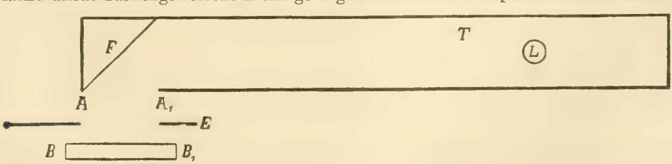


Fig. 6. Schema des Apparates zur messenden Bestimmung der Dunkeladaptation bei Fischen.

AA, in der gegenüberliegenden Tunnelwand zu dem hier passend aufgestellten Parallelwandbassin BB_1. Die Lichtstärke der weißen Fläche konnte teils durch Verschieben der Lampe, teils durch einen passend vor dem Ausschnitte aufgestellten Episcotister *E* innerhalb weiter Grenzen beliebig meßbar variiert werden. Ich bestimmte jeweils die kleinste Lichtmenge, die noch deutliche Wirkung auf die Schwimmrichtung der Fische zeigte, bei einem Teile der Versuche so, daß ich einen schwarzen Karton von der Seite her vor das Bassin schob und feststellte, ob die Fische nach dem unbedeckten Teile schwammen; in der Regel aber drehte ich in verschiedenen Versuchen wiederholt das Bassin um 30—40° um seine vertikale Achse und konnte nun leicht ermitteln, ob die Mehrzahl der Fische regelmäßig bei Stellungsänderung des Bassins Kehrt machte und wieder in der Richtung nach der hellen Fläche schwamm.

Aus zahlreichen derartigen Messungen ergibt sich im wesentlichen folgendes: Bringt man Fische, die im Hellen gestanden hatten, rasch im Dunkelzimmer vor den Apparat und ermittelt in einer Reihe von Versuchen die geringste eben deutlich auf sie wirkende Lichtstärke, so zeigt sich, daß schon nach $^1/_2$—1 Minute Dunkelaufenthalt wesentlich geringere Lichtstärken zur Ansammlung im hellen Bassinteile führen als unmittelbar nach Eintritt aus dem Hellen ins Dunkle; nach 15—20 Minuten Dunkelaufenthalt ist die Lichtempfindlichkeit der Fische oft um das Vielhundertfache, ja um mehr als das Tausendfache größer als unmittelbar nach Eintritt aus dem Hellen ins Dunkle.

Es läßt sich somit zeigen, daß, ähnlich wie beim Menschen, bei allen bisher von mir darauf untersuchten Tieren und bei den Siphonen von Muscheln (s. d.), die Lichtempfindlichkeit auch bei den Fischen unmittelbar nach Eintritt aus dem Hellen ins Dunkle zunächst rasch, weiterhin langsamer zu beträchtlicher Höhe ansteigt.

Wie überraschend geringe absolute Lichtstärken genügen können, um bei dunkeladaptierten Fischen eine Ansammlung herbeizuführen, zeigt das folgende Beispiel. Hatte ich den Ausschnitt an meinem Apparate mit einem blauen Kobaltglase verdeckt, so daß die Fische von frei blauem Lichte bestrahlt wurden, so schwammen sie auch dann noch lebhaft zu der blauen Fläche hin, wenn deren Lichtstärke so weit herabgesetzt war, daß sie meinem dunkeladaptierten Auge nur noch farblos grau erschien.

Da ich andererseits zeigen konnte, daß innerhalb eines großen Gebietes der absoluten Lichtstärken die Empfindlichkeit meiner Fische für Lichtstärkenunterschiede der unsrigen offenbar ähnlich oder gleich ist, so folgt, daß die für uns hohen Lichtstärken für die Fische nicht relativ geringe Reizwerte haben können, womit die vorher erörterte Möglichkeit als unhaltbar erwiesen ist. —

Ein wesentlicher Unterschied zwischen dem Auge der Fische und dem menschlichen besteht darin, daß bei ersteren unter dem Einflusse der Belichtung das Netzhautpigment zwischen den perzipierenden Elementen nach vorn, bei Verdunkelung wieder zurück wandert, während solches beim Menschen nicht der Fall ist (Genaueres vgl. Abschnitt III). Es ist leicht ersichtlich, daß die den optischen Empfangsapparat im Fischauge treffenden Lichtmengen durch Vorrücken des Pigmentes infolge Absorption an letzterem verringert, durch Zurückziehen vermehrt werden, auf diese Weise also eine rein physikalische Anpassung an verschiedene Lichtstärken erfolgt, ähnlich so, wie unser Auge durch Verengerung und Erweiterung der

Pupille einer gewissen physikalischen Anpassung fähig ist. Wie diese letztere („pupillare“) Adaptation nur einem verhältnismäßig kleinen Bruchteile der gesamten adaptativen Aenderungen entspricht, deren wir überhaupt fähig sind, ebenso bildet jene durch die Pigmentwanderung bedingte Adaptation nur einen Bruchteil der gesamten adaptativen Aenderungen im Fischauge; dies ergibt sich unter anderem schon aus der Berücksichtigung der folgenden zeitlichen Verhältnisse: das außenständige Pigment des Dunkelauges ist erst nach einige Minuten dauernder Belichtung in größerem Umfange nach vorn gewandert und braucht ebenso einige Minuten Zeit, um bei Verdunkelung wieder ausgiebiger zurückzuwandern, während umfangreiche adaptative Aenderungen innerhalb wesentlich kleinerer Zeiträume vor sich gehen, wie mit meinen messenden Methoden unschwer nachzuweisen ist.

Es erhob sich die Frage, ob diese Vorwanderung des Pigmentes von nachweislichem Einflusse auf die Zusammensetzung des terminalen Lichtes im Fischauge ist (als „terminales“ bezeichnen wir nach E. Hering das bis zur lichtempfindlichen Schicht der Netzhaut vorgedrungene Licht).

Wenn für die Helligkeitswahrnehmung der Fische neben jenem Lichte, das in der Richtung der Achse der perzipierenden Elemente zu deren Außengliedern gelangt und daher von der Pigmentwanderung in der Hauptsache unabhängig ist, auch noch solche Strahlen wesentlich in Betracht kommen, die das (in dünnen Schichten gelblich, in dickeren bräunlich erscheinende) Pigment in mehr oder weniger großem Umfange durchsetzt haben, bevor sie zum optischen Empfangsapparate gelangen, so werden bei Fischen mit innenständigem Pigment die kurzwelligen Lichter verhältnismäßig stärker absorbiert werden müssen, als die langwelligen. War also z. B. für Fische mit außenständigem Pigment eine Helligkeitsgleichung zwischen einem für uns blauen und roten Lichte hergestellt, so wird, falls eine Absorption der genannten Art wirklich in nennenswertem Umfange statthat, für Fische mit innenständigem Pigment die dem Blau entsprechende Hälfte dunkler erscheinen als die dem Rot entsprechende usw. Versuche, die ich (1911) mit einem Rot und Blau von kontinuierlich und meßbar variabler Lichtstärke an meinen photometrischen Vorrichtungen anstellte, ergaben die Richtigkeit meiner Vermutung: hatte ich die Lichtstärken des Rot und des Blau so gewählt, daß Fische mit außenständigem Pigment sich angenähert gleichmäßig in beiden Hälften verteilten, so sammelten die Fische mit innenständigem Pigment sich alle oder fast alle im Rot; um für diese eine Gleichung mit dem Blau herzustellen, mußte die Lichtstärke des letzteren bei den benützten Glaslichtern um das 6—8-fache höher gemacht werden als für Fische mit außenständigem Pigment.

Schon aus der ganzen Anordnung dieser Versuche geht für den mit der Farbenlehre Vertrauten genügend hervor, daß die mitgeteilten Erscheinungen nichts mit dem Purkinjeschen Phänomen zu tun haben. Besonders eindringlich läßt sich dies auch für den Laien dartun durch den Nachweis, daß die geschilderte Verteilung der Fische innerhalb weiter Grenzen von den absoluten Lichtstärken unabhängig ist.

Ein Versuch möge als Beispiel genügen: Ich brachte Tiere mit außenständigem Pigment vor die photometrische Vorrichtung (s. Fig. 6a), während die beiden Lampen

L_1 und L_2 sich in 115 cm Abstand befanden und der Episcotister E mit einem Ausschnitte von nur 1—2° rotierte. Vor den farbigen Flächen B und R war ein Schirm aus Oelpapier angebracht. Für den durch das Bassin A blickenden Beobachter erschienen bei diesen geringen Lichtstärken die beiden farbigen Flächen nahezu farblos, die blaue deutlich heller als die rote; die Fische schwammen sofort in die blau bestrahlte Hälfte. Durch rasches Entfernen des Episcotisters und Annähern beider Lampen auf 57 cm wurden innerhalb weniger Sekunden die Lichtstärken beider Flächen um mehr als das 700-fache erhöht; das Rot erschien mir jetzt fast leuchtend hell, das Blau beträchtlich dunkler, die Fische blieben aber wie vorher im Blau. Weiter konnte ich auf diesem Wege zeigen, daß die für die Fische mit außenständigem Pigment bei sehr geringen Lichtstärken hergestellten Gleichungen auch bei den höchsten hier benützten Lichtstärken für sie noch stimmten.

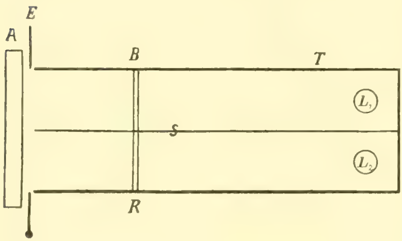


Fig. 6a. Schema der photometrischen Vorrichtung. L_1, L_2 verschiebliche Nernstlampen, B, R blaues bezw. rotes Glas, E Episcotister, A Bassin für die Tiere, T Tunnel, durch die Scheidewand S in zwei Hälften geteilt.

Hier ist also durch einen und denselben für Fische und Menschen gleichzeitig angestellten Versuch gezeigt, daß, während die infolge der Aenderung der Lichtstärken und des Adaptationszustandes eintretenden, dem Purkinjeschen Phänomen entsprechenden Helligkeitsänderungen für den normalen Menschen eindringlich in Erscheinung traten, bei den Fischen davon nicht das geringste nachzuweisen war, obschon diese auch auf sehr kleine Helligkeitsunterschiede durch ihre charakteristische Verteilung deutlich reagierten. In weiteren Versuchen zeigte ich, daß die Helligkeitsgleichungen zwischen roten und blauen Glaslichtern, die für lange dunkel gehaltene Fische hergestellt waren, auch noch zutrafen, nachdem diese etwa 1 Minute im Hellen gestanden hatten. Umgekehrt waren für Fische, die erst lange Zeit im Hellen, dann 3 Minuten im Dunkeln gestanden hatten, die relativen Helligkeitswerte der benützten blauen und roten Lichter noch ähnliche oder fast die gleichen, wie für lange hell gehaltene Tiere unmittelbar nach Einbringen ins Dunkle.

Messende Untersuchungen am Spektrum in der oben (p. 605) angegebenen Weise lehrten, daß auch für die Fische mit innenständigem Pigment das Spektrum in der Gegend des Gelbgrün bis Grün am hellsten ist und daß auch für sie zur Gleichung mit dem angenähert reinen Gelb die Lichtstärke des Vergleichslichtes kaum mehr als halb so groß sein muß, wie zur Gleichung mit dem für sie hellsten gelblichen Grün. Für das angenähert reine Blau fand ich, in Uebereinstimmung mit dem vorher für farbige Glaslichter Festgestellten, daß zur Herstellung einer Gleichung mit einem gelblichroten Vergleichslichte bei Fischen mit innenständigem Pigment dem Blau eine größere Lichtstärke gegeben werden mußte, als bei solchen mit außenständigem Pigment; für das in meinen Versuchen benützte spektrale Blau war zur Herstellung einer Gleichung bei ersteren durchschnittlich eine ungefähr 4mal größere Lichtstärke nötig als bei letzteren.

Für unsere Auffassung vom Sehen der Fische ist von den mitgeteilten Befunden besonders folgendes wichtig: Auch für Fische, die lange im Hellen gestanden hatten, liegt das Maximum der Helligkeit im Spektrum in der Gegend des Gelbgrün bis Grün, also da, wo auch für den total farbenblinden Menschen das Maximum liegt. Die etwa dem Gelb entsprechende Gegend des Spektrums, die für das normale helladaptierte Menschenauge bei mittleren und höheren Lichtstärken die hellste ist, hat für die Fische mit innenständigem wie für die mit außenständigem Pigment bereits wesentlich geringere Helligkeit, als die des Gelbgrün bis Grün. Im Blau und Violett sinkt für die Fische mit innenständigem Pigment entsprechend der hier größeren Absorption des kurzwelligen Lichtes die Helligkeitskurve etwas steiler ab als für die mit außenständigem Pigment.

Ueber die biologische Bedeutung unserer Befunde genüge hier folgendes: Solange die Fische sich in größeren Tiefen aufhalten, in welche vorwiegend kurzwellige Strahlen dringen, wird das Pigment infolge der hier schon geringeren allgemeinen Lichtstärke mehr oder weniger außenständig und daher die volle Ausnützung des kurzwelligen Lichtes möglich sein. Schwimmen die Fische näher zur Oberfläche, so wandert das Pigment infolge der hier größer werdenden Gesamtlichtstärke mehr oder weniger weit nach innen vor; der jetzt verhältnismäßig stärkeren Absorption des kurzwelligen Lichtes durch das Pigment steht nunmehr die ausgiebigere Wirkung der langwelligen Strahlen gegenüber, die in den oberflächlichen Wasserschichten weniger geschwächt zum Sehorgan gelangen. Das Vorwandern des Pigmentes wirkt hier im wesentlichen ähnlich, wie etwa Vorsetzen eines passenden gelben Schutzglases vor das Auge.

Im weiteren Verlaufe meiner Untersuchungen schlug ich noch einen zweiten, von dem zuerst begangenen unabhängigen Weg ein, um Aufschluß über den Lichtsinn bei Fischen zu bekommen. Ich versuchte, ob es vielleicht möglich wäre, Gleichungen für die Fische in der Weise herzustellen, daß ich farbige Objekte auf farbigen oder farblosen Grund von gleichem farblosen Helligkeitswerte brachte, sodaß sie zwar für den normalen Menschen infolge der Verschiedenheit der Farbe von Objekt und Grund leicht und deutlich, aber für den total Farbenblinden auf dem ihm gleich erscheinenden Grunde kaum oder gar nicht sichtbar waren.

Es war bisher nicht versucht worden, die uns beschäftigenden Fragen aus solchen Gesichtspunkten in Angriff zu nehmen; einige früher mit farbigen Ködern angestellte Versuche sind, wie das Folgende zeigt, für die Frage nach einem Farbensinne bei Fischen nicht zu verwerten.

Es ist bekannt, daß Angler gern mit farbigen Ködern fischen; aus dem Umstande, daß manche Fische zuerst bzw. vorwiegend den roten Köder nehmen, andere den blauen oder grünen, schloß man vielfach, die Fische müßten Farbensinn haben. Im wesentlichen der gleichen Methode mit den gleichen irrigen Schlußfolgerungen begegnen wir in den folgenden, hier kurz zu besprechenden Arbeiten.

Zolotnitzky (1901) klebte an die Bassinwand von Fischen, die sonst mit dunkelroten *Chironomus*-Larven gefüttert wurden, weiße, grüne, gelbe und rote Wollfäden von der Größe und Farbe solcher Larven. Die Fische schwammen an den weißen und grünen Fäden vorbei, an den gelben hielten sie vorübergehend an, die

gefräßigsten unter ihnen suchten sie zu fassen, während alle Fische lebhaft auf die roten Wollfäden zuschwammen. Reighard fütterte (1908) einen Schnappfisch (*Lutianus griseus*) mit kleinen, silberweißen Atherinen, die, in 7 verschiedenen Farben künstlich gefärbt, vom Schnappfisch gefressen wurden, doch aber so, daß bei gleichzeitiger Verfütterung von weißen und blauen Fischen meist zuerst die weißen genommen wurden, bei gleichzeitiger Verfütterung von blauen und hell- oder dunkelroten oder gelben die blauen zuerst, während zwischen blauen und grünen Fischen kein Unterschied gemacht wurde. Washburn und Bentley (1906) versahen zwei Pinzetten mit je einem roten bzw. grünen und blauen Stäbchen und fütterten ihren Fisch (*Semotilus atromacul.*) eine Zeitlang vom roten Stäbchen aus, so daß er an dieses gewöhnt wurde. Er schwamm nun bei späteren Versuchen anfangs fast immer zuerst auf das rot gefärbte Stäbchen zu, dessen Rot bei den ersten Versuchen dem normalen Menschenauge etwas dunkler, bei späteren aber für die gewöhnliche Betrachtung etwas heller erschien als das Grün. Bei weiteren Versuchen wurde ein Blau benutzt, das dem normalen Menschenauge ungefähr ebenso hell erschien wie das Rot usw.

Der von Laien in der Farbenlehre aus solchen Versuchen gezogene Schluß, die Fische müßten Farbensinn haben, entbehrt, wie leicht ersichtlich, der Begründung. Denn mit diesen Methoden wird ja nur aufs neue festgestellt, was man schon lange wußte, daß verschiedenfarbige Lichter verschieden auf die Fische wirken können. Die uns allein interessierende Frage, ob für uns durch ihre Farbe verschiedene Lichter für die Fische vielleicht allein durch ihren farblosen Helligkeitswert verschieden sind, ist bisher nie aufgeworfen worden; sie konnte nicht in Angriff genommen werden, solange alle Kenntnis von den Helligkeitswerten farbiger Lichter für das Fischauge fehlte.

Die Analyse der drei erwähnten Arbeiten aus den neuen Gesichtspunkten führt, wie ich an anderer Stelle (1910) eingehender dargetan habe, zu dem bemerkenswerten Ergebnisse, daß die Befunde Reighards fast überraschend genau dem entsprechen, was nach meinen Untersuchungen zu erwarten war, sofern *Lutianus* sich im wesentlichen so verhält, wie die von mir untersuchten Fische oder wie ein total farbenblinder Mensch. Aehnliches gilt für die Versuche von Zolotnitzky und von Washburn und Bentley.

Die Untersuchungen dieser Forscher bringen somit nicht nur keinen Beweis für das Vorhandensein von Farbensinn bei Fischen, sondern entsprechen durchaus dem, was zu erwarten ist, wenn die Sehqualitäten der letzteren jenen des total farbenblinden Menschen ähnlich oder gleich sind.

Ich hatte schon früher angedeutet, in welcher Weise Versuche mit farbigen Ködern angestellt werden müßten, um wissenschaftlich verwertbar zu sein. Die einschlägigen Verhältnisse, die ich inzwischen (1911) insbesondere an *Mugil* und an Ellritzen genauer verfolgt habe, mögen zunächst an dem Beispiel der Zolotnitzkyschen Versuche erläutert werden. (Auch hier muß ich wegen der Einzelheiten auf meine früheren Darstellungen verweisen.)

Klebte ich, wie jener Autor es tat, farbige Fäden von Form und Größe der auch von mir zunächst als Futter benützten *Chironomus*-Larven so an die Aquariumwand, daß die Fische sie im auffallenden Lichte vor einer gleichmäßig hellgrauen Wand sahen, so gingen sie an den weißen und hellgelben Attrappen vorbei und schossen auf die dunkelroten los; bot ich nun aber neben den farbigen farblos graue Attrappen von verschiedener Helligkeit, so schwammen die Fische

ebenso wie auf die roten auch auf dunkel graue, schwarze, dunkelblaue und dunkel grüne Fäden. Klebte ich nebeneinander in einem gegenseitigen Abstande von 2—3 cm einen roten und einen dunkel grauen, fast schwarzen Faden an die Aquariumwand, so schossen die Fische ebenso häufig nach der schwarzen wie nach der roten Attrappe usw. Schon so läßt sich also die Irrigkeit der ZOLOTNITZKYschen Auffassung dartun.

Ein anderes von mir gelegentlich benütztes Verfahren sei hier kurz erwähnt, weil es vielleicht helfen kann, zur Beseitigung verbreiteter Irrtümer über den Wert farbiger Köder bei der Angelfischerei beizutragen. Ich brachte die Attrappen (farbige Fäden von Form und Größe der *Chironomus*-Larven) zwischen zwei Glasplatten von 13×18 cm, die ich durch schmale, um drei Seiten gelegte Heftpflasterstreifen verband; bei Eintauchen in das Bassin füllte sich der Zwischenraum zwischen den Platten mit Wasser, und da das Glas fast unsichtbar war, schienen die Attrappen frei im Wasser zu schweben; durch Bewegung der Platten konnten die Bewegungen der Larven einigermaßen nachgeahmt werden. Indem ich nun an die entsprechende Außenwand des Aquariums weiße, graue oder schwarze Kartons brachte, konnte ich die Attrappen leicht auf einem Grunde von gewünschter Lichtstärke sichtbar machen. Auch hier ergab sich in zahlreichen Versuchen, daß die an dunkelrote *Chironomus*-Larven als Futter gewöhnten Fische nach allen Attrappen schnappten, die sich genügend dunkel vom helleren Grunde abhoben; die Farbe der Attrappen war dabei ohne nachweislichen Einfluß.

Nach mir zugegangenen Zuschriften aus Anglerkreisen sind bei diesen die Meinungen über den Wert farbiger Köder noch sehr geteilt: Einige glauben fest an einen solchen, während es in einer anderen Zuschrift heißt, daß die Forelle „weniger auf die Farbe der Fliege, als auf das kunstgerechte Vorlegen derselben reagiert.... Vom Farbensinne der Fische oder, besser gesagt, der Vorliebe für bestimmte Farben halte ich nicht viel“.

Nach diesen Feststellungen konnte ich zu dem wichtigsten Teile meiner neuen Untersuchungen gehen: ich versuchte, in der oben angedeuteten Weise für die Fische Helligkeitsgleichungen zwischen Objekt und Grund herzustellen.

Falls die Sehqualitäten der Fische ähnliche oder die gleichen sind, wie die des total farbenblinden Menschen, so war, wie ich vorher andeutete, zu erwarten, daß solche Attrappen, die auf einem Grunde von gleichem farblosen Helligkeitswerte in geeigneter Weise sichtbar gemacht werden, sich von diesem Grunde für die Fische wie für den total farbenblinden Menschen verhältnismäßig wenig oder aber gar nicht abheben, d. h. ganz oder nahezu unsichtbar sind, auch wenn sie für ein farbentüchtiges Menschenauge durch ihre Farbe sich von dem andersfarbigen Grunde aufs deutlichste und leicht sichtbar abheben. Durch ihr verschiedenes Verhalten gegenüber den verschiedenen Attrappen geben die Fische auf die uns beschäftigenden Fragen genügend Antwort. Die Methoden, deren ich mich vorzugsweise bediente, bestanden in folgendem: Als Attrappe dient ein kleiner, leicht gekrümmter Streifen farbigen oder hell- bzw. dunkelgrauen (nicht glänzenden) Papiers von Form und Größe der *Chironomus*-Larven, der auf einem großen, gleichmäßigen Grunde von farbigem oder farblosem, gleichfalls nicht glänzenden Papier möglichst sorgfältig glatt aufgeklebt wird. Diese große Fläche hielt ich so vor eine Wand des Aquariums, daß sie für die Fische gut belichtet war, und konnte durch entsprechende Bewegungen der Fläche die Bewegungen und

das Sinken der Larven einigermaßen nachahmen. Mit dieser und der folgenden Methode wird es möglich, die Versuche auf das mannigfachste zu variieren. Indem ich für jede Kombination von Attrappe und Grund den farblosen Helligkeitswert der benützten farbigen Papiere nach den bekannten Methoden Ewald Herings bestimmte, ließen sich nun auch diese Untersuchungen in einer den Prinzipien der wissenschaftlichen Farbenlehre entsprechenden Form vornehmen.

Hier seien nur einige wenige von meinen früher (1911) ausführlicher mitgeteilten Beobachtungen wiedergegeben.

Auf mattweißem Grunde ist eine dunkelrote Attrappe befestigt; die Fische schießen lebhaft auf sie los, in gleicher Weise auch auf dunkelgraue, dunkelblaue, -grüne oder -gelbe Attrappen auf weißem oder hellgrauem Grunde. Auf einem für mich leuchtend roten Grunde ist eine dunkelgraue Attrappe von angenähert gleichem farblosen Helligkeitswerte befestigt, die für unser normales Auge bei Tagesbelichtung fast schwarz erscheint und sich lebhaft vom roten Grunde abhebt. Die Fische bemerken nichts von ihr, sie verhalten sich nicht anders, als wenn ihnen eine gleichmäßig rote oder schwarze Fläche geboten wird. Auf einem frei gelben Grunde wird eine blaue Attrappe von gleichem oder ähnlichem farblosen Helligkeitswerte sichtbar gemacht, die für uns dunkelblau erscheint und sehr deutlich sichtbar ist; die Fische schwimmen an ihr vorbei, ohne sie zu bemerken, während sie auf eine dunkler blaue oder schwarze Attrappe auf dem gleichen gelben Grunde lebhaft losfahren. (Die Verschiedenheiten der Blauabsorption im Fischauge bei innen- bzw. außenständigem Pigment machen sich bei diesen und den folgenden Versuchen nicht in einer das Ergebnis beeinträchtigenden Weise geltend; ich habe an anderer Stelle die einschlägigen Verhältnisse eingehender auseinandergesetzt.)

Weiter arbeitete ich eine Versuchsanordnung aus, durch die es möglich wird, Farbe und Helligkeit der auf gleichmäßig farbigem Grunde sichtbar gemachten Attrappen kontinuierlich zu variieren und damit die Versuche noch mannigfacher zu gestalten. Die Methode, die ich früher ausführlich beschrieben habe, führte zu dem gleichen Ergebnisse, wie die zuerst beschriebene.

Der außerordentlich geringe Helligkeitswert, den rote Reizlichter auch für die neuerdings von mir untersuchten Fische haben, ließ sich durch einfache und überraschende Versuche für *Mugil* und Ellritzen unter anderem in folgender Weise dartun: Belichtet man im Dunkelzimmer ein Aquarium mit rotem Lichte, indem man etwa vor eine passend aufgestellte Nernstlampe ein rotes Glas hält, so, daß der weiße Sandboden des Aquariums für uns hell rot erscheint, und bringt auf diesen z. B. einen kleinen sich lebhaft bewegenden Wurm, so nehmen die Fische ihn nicht wahr, obschon er für uns aufs deutlichste sichtbar ist. Ersetzt man aber das rote Glas vor der Lichtquelle durch ein frei blaues, uns viel dunkler erscheinendes, so schießen die Fische sofort auf den Wurm los; sie verlieren ihn wieder, sobald das blaue Glas wieder durch ein rotes ersetzt wird. (Der Versuch lehrt auch eindringlich, daß hier unsere Fische bei der Nahrungsaufnahme wesentlich durch das Gesicht geleitet werden und das Geruchsorgan in diesem Falle keine nennenswerte Rolle spielen kann.)

In allen meinen Versuchen schwammen die Fische nach den Attrappen, wenn diese sich in ihrem farblosen Helligkeitswerte wesentlich vom Grunde unterschieden, dagegen ließen sie sie im allgemeinen unbeachtet, wenn dieselben angenähert gleichen farblosen Helligkeitswert wie der Grund hatten, also dem total farbenblinden Menschen-

auge letzterem ähnlich oder gleich erschienen und daher für ein solches Auge kaum oder gar nicht sichtbar waren. Die Farbe, in welcher die Attrappe dem normalen helladaptierten Menschenauge bei gewöhnlicher Beleuchtung erschien, war bei allen diesen Beobachtungen ohne nachweislichen Einfluß auf das Verhalten der Fische.

Sämtliche, von mir auf mehreren verschiedenen Wegen ermittelte Tatsachen würden in Einklang stehen mit der Annahme, daß die untersuchten Fische total farbenblind seien; ja, nach einer solchen Annahme hätte man die von mir gefundenen Tatsachen in allen Einzelheiten voraussagen können.

Daß aus meinen Befunden an einigen Fischarten noch nicht auf gleiches Verhalten bei allen andereren geschlossen werden darf, hob ich schon hervor. Von der systematischen Untersuchung möglichst vieler Arten auf den hier vorgeschlagenen Wegen dürften wertvolle Ergebnisse zu erwarten sein. (Ob die Sehqualitäten bei Wassersäugern wesentlich andere sind, als bei den Fischen, wird sich vielleicht in der angedeuteten Weise, vielleicht auch durch Untersuchung des Pupillenspieles bei geeigneten Arten feststellen lassen.)

Graber brachte (1884, 1885) verschiedene Fischarten (von Süßwasserfischen *Alburnus*, *Cobitis barbatula*, von Seefischen *Gasterosteus spinachia* und zum Teil *Syngnathus acus*) in Behälter, die zur einen Hälfte belichtet, zur anderen verdunkelt oder zur einen Hälfte mit rotem, zur anderen mit blauem Glaslichte bestrahlt waren. Nach $^1/_2$ Stunde waren im allgemeinen in der verdunkelten Hälfte etwas mehr Fische als in der belichteten, in der roten etwas mehr als in der blauen. Daß solche Versuche schon deshalb keinen Wert für unsere Fragen haben können, weil über das benützte Rot und Blau keine genügenden Angaben gemacht sind, bedarf keiner Betonung. Es ist auch nicht zweckmäßig, nur zu ermitteln, wie die Tiere verteilt sind, wenn sie $^1/_2$ Stunde in ihrem Behälter gewesen waren, denn gerade ihr Verhalten in den ersten Augenblicken einer Belichtungsänderung gibt oft wichtige Anhaltspunkte zur Beurteilung. Daher habe ich bei meinen Methoden besonderen Wert auf kontinuierliche variable Belichtung gelegt und das Verhalten der Tiere während solcher Aenderungen beständig verfolgt. Graber fand die von ihm untersuchten Fischarten alle lichtscheu. Im Gegensatze hierzu habe ich unter den von mir untersuchten Fischarten bisher noch keine einzige lichtscheue gefunden; einzelne Arten schienen indifferent, die meisten gingen (wenigstens die Jugendformen) lebhaft zum Lichte.

Graber meinte, daß seine Fische „rothold“ seien und daß „die Farbenlust vom roten gegen das blaue Spektrumende stetig abnimmt“. Seine Anschauungen von einer „spezifischen Reizwirkung“ bestimmter Farben hat neuerdings Bauer (1910) übernommen; die Unhaltbarkeit seiner Auffassung läßt sich mit meinen Methoden leicht dartun; kann man doch, wie ich zeigte, durch passende Abstufung der Lichtstärken der roten und blauen Lichter jederzeit die angebliche „Rotscheu“ der Fische in „Rotvorliebe“, eine gleichzeitige Blauvorliebe in Blauscheu verwandeln oder aber völlige Gleichgültigkeit der Fische gegenüber beiden Farben herbeiführen.

Bauers Versuche über das „Farbenunterscheidungsvermögen“ der Fische sind ohne Kenntnis der Farbenlehre in unzulänglicher Weise ausgeführt, seine Beobachtungen wie auch seine Angaben über die Befunde Anderer sind großenteils unrichtig; es ist nicht wohl erforderlich, hier auf dieselben einzugehen (vgl. Hess, 1910, 1911). Weiter hat Bauer (1909) im Anschlusse an meine ersten Untersuchungen über den Lichtsinn bei Fischen einige Versuche gemacht, durch die er „den objek-

tiven Nachweis des sukzessiven Helligkeitskontrastes bei Fischen" erbracht zu haben meint. Er gibt an, die von ihm benützten Fische (*Smaris alcedo*), von welchen er schreibt, sie zeigten positive Phototaxis, würden negativ phototaktisch, wenn die Assimilation in ihrem Sehorgan die Dissimilation überwiege. Er gründet diese seine Angabe auf die Meinung, daß uns das negative Nachbild weißgereizter Netzhautstellen am schwärzesten erscheine bei Fixieren einer dunklen Wand; die ist aber unrichtig, denn das fragliche negative Nachbild erscheint uns bekanntlich am schwärzesten, nicht, wenn wir eine dunkle, sondern wenn wir eine helle Wand fixieren; schon damit ist die fragliche Beweisführung Bauers erledigt. Seine Anschauungen von der Bestimmung des Sinnes der Phototaxis durch die assimilatorischen und dissimilatorischen Vorgänge stehen in schroffem Widerspruche zu seiner Angabe, die Fische seien unter ihren gewöhnlichen Lebensbedingungen positiv phototaktisch. Eine weitere Besprechung der Versuche scheint nicht erforderlich, nachdem ich früher (1911) eingehend gezeigt habe, daß sie von irrigen physiologischen Voraussetzungen ausgehen und daß von ihren Ergebnissen der eine Teil den anderen ausschließt; zudem sind diese Ergebnisse in sich unmöglich.

Der üblichen Annahme eines Farbensinnes bei Fischen schließt sich auch v. Frisch (1911) an, zum Teile auf Grund von Angaben Bauers, die ich bereits früher als irrig nachgewiesen habe, zum Teile auf Grund von Versuchen über die Farbänderungen, die manche Fischarten bei Aenderung des Untergrundes zeigen können. Er hielt bunte *Crenilabrus* wochenlang in rotem bzw. in grünem Lichte und fand danach erstere rötlich, letztere grün; er schließt hieraus auf Farbensinn bei den betreffenden Fischen, die Versuche sind aber für die einschlägigen Fragen schon deshalb nicht wohl zu verwerten, weil v. Frisch es versäumte, den unerläßlichen Kontrollversuch anzustellen, wie farblose Reizlichter von gleichem Helligkeitswerte auf die Fische wirken. Ein solcher Kontrollversuch war um so näherliegend, als manche Krebse (*Leander* s. u.), wie Doflein (1910) zeigte, im Dunkeln rot, im Hellen grün werden. Da für alle von mir untersuchten Krebse, ebenso wie für den total farbenblinden Menschen das Rot relativ sehr geringen, das Grün relativ sehr großen Helligkeitswert hat (s. u.), so wird auch *Leander* (sofern er sich hinsichtlich seines Lichtsinnes so wie andere Krebse verhält) hinter einem roten Glase rot, hinter einem grünen grün werden, obschon sein Lichtsinn jenem des total Farbenblinden ähnlich oder gleich ist.

Im Hinblicke auf das Gesagte brachte ich eine Anzahl *Crenilabrus* durch 8 Tage in ein allseits von rubinrotem Glase umgebenes Aquarium in einem hellen Zimmer mit weißen Wänden, eine andere Gruppe der gleichen Fische in einen allseits lichtdicht verschlossenen Behälter unter sonst genau gleichen Bedingungen; nach 8 Tagen waren die dauernd dunkel gehaltenen Fische nicht anders gefärbt, als die dauernd rot gehaltenen. Daraus geht hervor, daß auch v. Frischs *Crenilabrus*-Versuche für die Frage nach einem Farbensinne bei Fischen nicht in Betracht kommen können. Uebrigens zeigten die von mir untersuchten *Crenilabrus*, nachdem ich sie 3 Wochen im Hellen gehalten hatte, keine merklich andere Farbe, als sie nach 8-tägigem Dunkelaufenthalte gezeigt hatten.

Ferner hat v. Frisch für die Ellritze (*Phoxinus laevis*) angegeben, daß diese sich nicht nur der Helligkeit, sondern auch der Farbe des Untergrundes anpasse, indem sie auf gelbem und rotem Grunde ihre gelben Pigmentzellen am ganzen Rücken und an den Seiten, außer-

dem rote Pigmentzellen an bestimmten Körperstellen expandiere. Während die Anpassung an die Helligkeit in wenigen Sekunden eintritt, sei die farbige Anpassung bei gut geübten Fischen nach $^1/_2$ Stunde bereits deutlich, bei anderen erst nach vielen Stunden.

Bei diesen Versuchen geht v. Frisch von der Annahme aus, daß die verschiedenen Unterlagen, auf die er die Fische brachte, letzteren gleich hell erscheinen, wenn diese auf ihnen gleich hell aussehen. Die Irrigkeit dieser Annahme ist leicht zu erweisen: ich brachte (1912) Ellritzen auf verschieden graue Flächen, für die ich das Lichtstärkenverhältnis jedesmal photometrisch bestimmte, bzw. auf Unterlagen von kontinuierlich und meßbar variablen Lichtstärken, und konnte so unter anderem nachweisen, daß die auf das hellere Grau gebrachten Tiere im allgemeinen noch keine merklich andere Färbung zeigten, als jene auf dem dunkleren, wenn die Lichtstärke des ersteren auch mehr als 5mal größer war als die des Dunkelgrau. Andererseits hatte ich früher mit messenden Methoden für eine Reihe von Fischen gezeigt, daß Lichtstärkeverschiedenheiten, die sich verhalten wie 1,23 : 1, von ihnen mit Sicherheit wahrgenommen werden. Schon hieraus ergibt sich zur Genüge die Unzulässigkeit des v. Frischschen Schlusses; denn die Fische können gleich gefärbt erscheinen, auch wenn eine Fläche nicht unbeträchtlich lichtstärker ist als die andere; damit fallen aber auch die Schlußfolgerungen, die v. Frisch aus seinen irrigen Voraussetzungen ableitet.

Ich selbst habe mich bei zahlreichen Versuchen mit Ellritzen davon überzeugt, daß die Anpassung ihrer normalerweise gelblichen bis bräunlichen Hautfarbe an die Unterlage nicht entfernt genügend genau erfolgt, um irgendwelche Schlüsse auf Helligkeits- oder gar Farbenwahrnehmung derselben zu gestatten. Ich hatte schon früher wiederholt mit einer Assel (*Idothea tricuspidata*) in ähnlicher Richtung Versuche angestellt, aber auch hier gefunden, daß auf diesem Wege irgend zuverlässige Aufschlüsse über Licht- und Farbensinn bei den fraglichen Tieren nicht zu erhalten sind. Ob es Tiere gibt, die sich in Helligkeit und Farbe dem Grunde für unsere Zwecke genügend genau anpassen, ist bisher nicht bekannt. (Ueber weitere Bedenken, die gegen v. Frischs Versuche zu erheben sind, habe ich an der angeführten Stelle eingehender berichtet.) —

In der letzten Zeit bestätigte Franz (1910) das Vorhandensein der von mir für eine größere Reihe von jungen See- und Süßwasserfischen nachgewiesenen und eingehender untersuchten Phototaxis noch für einige andere Seefische (seine Angabe, ich hätte nur mit *Atherina* gearbeitet, ist irrig). Er beschränkte sich auf Beobachtung mit Tageslicht.

Zu meinen ersten Untersuchungen an Fischen macht Loeb (1911) folgende unrichtige Angabe: „Man darf aber nicht vergessen, daß in diesen Versuchen an Tieren nur die relative orientierende Wirkung der Strahlen auf positiv heliotropische Fische untersucht wurde und nicht die Helligkeitsempfindungen dieser Tiere.“ Loeb übersieht hier einen wesentlichen Teil meiner Untersuchungen: hatte ich doch schon in meinen ersten Versuchen den geringen Helligkeitswert vorwiegend roter Lichter und die Verkürzung des Spektrums am langwelligen Ende auch durch Fütterungsversuche nachgewiesen, bei welchen es sich gerade um Prüfung der Helligkeitswahrnehmungen der Fische handelt. Loebs Behauptung ist schon damit erledigt; doch sei darauf hingewiesen, daß auch alle meine neuerdings mitgeteilten Untersuchungen (1911)

mit farbigem Futter auf andersfarbigem Grunde gerade das Studium der Helligkeitswahrnehmungen der Fische zum Gegenstande haben und daß eben durch diese Befunde Loebs Tropismenhypothese endgültig widerlegt ist (vgl. auch den Abschnitt über den Lichtsinn bei Cephalopoden).

Es würde über den Rahmen unserer Aufgabe hinausgehen, wollten wir die Frage nach den Umständen erörtern, auf welche die merkwürdige und in der Tierreihe so weit verbreitete Neigung, zum Hellen zu gehen, zurückzuführen ist. Daß sie nur in Zusammenhang mit den Lebensgewohnheiten der Tiere sich entwickeln konnte, ist wohl so selbstverständlich, daß es keiner besonderen Betonung bedarf. Franz hat neuerdings (1910) die Meinung geäußert, es sei die Phototaxis „nur ein Kunstprodukt des Laboratoriums", „ein Produkt normaler Reflexe unter abnormen Bedingungen", sie sei „immer die Folge einer Erregung, ein Fliehenwollen vor Gefahr". „Insbesondere die positive Phototaxis, die häufigste Form unter den gewöhnlichen Versuchsbedingungen, ist ein Fliehenwollen ins Weite." Meine Beobachtungen lassen sich mit einer solchen Auffassung nicht wohl in Einklang bringen.

Bekanntlich nehmen viele Autoren an, daß bei den Wanderungen, die man bei einer großen Zahl von Wassertieren beobachtet, insbesondere bei den täglichen Vertikalwanderungen, die Phototaxis eine wesentliche Rolle spielt; auch in dieser Frage nimmt Franz einen abweichenden Standpunkt ein, doch ist hier nicht der Platz, darauf näher einzugehen.

Daß die von mir gefundenen Eigentümlichkeiten des Lichtsinnes bei Fischen als vortreffliche Anpassung an die besonderen Bedingungen des Lebens im Wasser sich auffassen lassen, ist leicht ersichtlich. Es genüge hier der Hinweis auf folgende Punkte: Der relativ geringe Reizwert langwelliger Lichter findet seine Erklärung in dem Umstande, daß diese Strahlen schon durch Wasserschichten von wenigen Metern großenteils absorbiert werden, also schon aus physikalischen Gründen nur innerhalb eines verhältnismäßig kleinen Bezirkes in nächster Nähe der Oberfläche auf die Meerestiere zu wirken vermögen. Taucht ein Fisch von der Oberfläche des Meeres in die Tiefe, so gelangt er bald in Schichten, die hauptsächlich von kurzwelligen (für unser Auge vorwiegend grün bis blau wirkenden) Strahlen durchsetzt werden, deren Intensität mit zunehmender Tiefe abnimmt. Das Sehen in der zunehmenden Dunkelheit dieser Tiefen wird wesentlich durch die ausgiebige Adaptationsfähigkeit des Auges ermöglicht. Schwimmen die Fische aus den lichtschwächeren Tiefen zur Oberfläche und kommen damit in Gebiete, die verhältnismäßig viel reicher an kurzwelligen Strahlen sind, so kann das Sehorgan dieser größeren Lichtstärke sich bis zu einem gewissen Grade schon vermöge seiner physiologischen Adaptation anpassen. Diese wird unterstützt durch die in gleichem Sinne wirkende physikalische Adaptation infolge Vorrückens des gerade die kurzwelligen Strahlen stark absorbierenden Pigmentes.

Die relativ ausgesprochene grüne bis blaue Färbung, die auch das reinste Meerwasser schon in Schichten von wenigen Metern zeigt, ist der Entwicklung eines dem unsrigen irgend vergleichbaren Farbensinnes bei den Fischen nicht eben günstig. Ein solcher würde für letztere nur von untergeordneter Bedeutung sein können und zur Wahrnehmung von Schmuckfarben oder zur Unterscheidung geeigneter

Nahrung wesentlich nur für solche Fische in Betracht kommen, die im allgemeinen nahe der Oberfläche, in Tiefen von weniger als etwa 8—10 m leben: da das reine Wasser, wie schon Bunsen zeigte, bereits in Schichten von 2 m Dicke deutlich blau erscheint, würden schon in Tiefen von mehr als etwa 8—10 m die Fische, selbst wenn sie einen Farbensinn hätten, ihre Umgebung wesentlich nur in hellerem oder dunklerem Grün bis Blau sehen; Gegenstände, die für uns in Luft rot oder gelb erscheinen, würden auch farbentüchtigen Augen bei wachsendem Abstande von der Oberfläche bald nur noch mehr oder weniger dunkelgrau bis schwarz erscheinen. Ich muß mich hier auf diese kurzen Andeutungen beschränken, möchte aber darauf hinweisen, von wie großem Interesse es sein dürfte, die Fragen nach der Färbung der Fische aus diesen neuen Gesichtspunkten systematisch in Angriff zu nehmen.

F. Amphioxus.

Bei *Amphioxus* sind seit längerer Zeit dunkle Pigmentflecke bekannt, die sich längs des Neuralrohres in wechselnder Menge finden (vgl. Fig. 13, p. 719). Hesse kam (1898) auf Grund eingehender anatomischer Studien zu dem Ergebnisse, daß es sich hier um primitive Sehorgane handelt; ihr Bau ist jenem der Sehorgane bei *Planaria torva* sehr ähnlich (auch bei anderen Wirbellosen, wie Polychäten und Trochophorenlarven, kommen ähnliche Bildungen vor). Sie bestehen aus einer mehr oder weniger tiefen, becherartigen Pigmentzelle und einer in deren Höhlung eingebetteten Sehzelle, aus der ein Nervenfortsatz hervorgeht; auf der dem Pigmente zugekehrten Seite der Zelle ist ein feiner „Stiftchensaum“ nachweisbar. Diese „Becheraugen“ liegen zu beiden Seiten und nach unten vom Zentralkanal fast unmittelbar an dessen Lumen. Sie bilden in der Längsrichtung des Tieres den Muskelsegmenten entsprechende Gruppen, deren erste sich bei dem 3.—4. Segment findet; in den folgenden zählt man deren bis zu 25, nach hinten zu nimmt ihre Zahl wieder rasch ab und ist in der hinteren Körperhälfte viel kleiner als in der vorderen. Gegen das Schwanzende findet man häufig in einem Segment nur einen oder gar keinen Pigmentfleck. Boveri hat (1904) in geistvoller Weise gezeigt, wie wir aus diesen primitiven Sehorganen das Wirbeltierauge entstanden denken können.

Die Lichtempfindlichkeit des *Amphioxus* ist zuerst von Cole (1839) beobachtet, später von Müller (1874), Nüsslin (1877) u. a. beschrieben worden: Ein Lichtstrahl, der in ein Gefäß mit zahlreichen *Amphioxus* fällt, ruft oft lebhafte Bewegungen bei einer mehr oder weniger großen Zahl der Tiere hervor. Nagel fand (1892, vgl. 1896), daß diese Reaktion auf Licht fortbesteht, wenn man dem *Amphioxus* die vorderste Körperspitze (an der man früher allein Augen vorhanden glaubte) abschneidet; „ja, selbst von halbierten Lanzettfischen reagieren beide Hälften noch prompt auf Belichtung“. Weiter gab Nagel an, daß plötzliche Beschattung bei *Amphioxus* „eine nur schwache Reaktion bewirkt, die auch oft ausbleibt“. Im Gegensatze zu Nagel fand Hesse (ebenso später Parker), daß von halbierten Lanzettfischen nur die Vorderenden bei Belichtung Bewegungen ausführen, die Hinterenden aber ruhig liegen bleiben; er bringt dies mit der geringen Zahl der Augen in der hinteren Körperhälfte in Zusammenhang. Nach Parker (1908) ist bei Bestrahlung mit feinsten

Lichtkegeln der Körper von einer nur wenig hinter dem Vorderende gelegenen Stelle an bis zum Schwanzende lichtempfindlich, letzteres sogar in verhältnismäßig hohem Grade; auch Parker fand in Uebereinstimmung mit Hesse die Reizbarkeit der Verteilung der Pigmentflecke im wesentlichen entsprechend. Bei Bestrahlung des vorderen und mittleren Teiles flieht *Amphioxus* nach Parker rückwärts, dagegen bei Bestrahlung des Hinterendes nach vorn.

Der auf frühere Beobachtungen gegründeten, verbreiteten Meinung, daß die Lanzettfische allgemein hochgradig lichtempfindlich seien, widerspricht Parker, indem er zeigt, daß bei derartigen Belichtungsversuchen durch den Lichtstrahl selbst nur verhältnismäßig wenige Exemplare zu den Fluchtversuchen veranlaßt werden. Die allgemeine Unruhe entstehe meist erst dadurch, daß jene einzelnen, vom Lichte aufgescheuchten Tiere durch ihr lebhaftes Umherschwimmen die anderen beunruhigen und mitaufscheuchen. Diesen Angaben kann ich nach vielen eigenen Erfahrungen beipflichten. (Die von Rohon [1882] und und Kohl geäußerte Meinung, die durch Licht ausgelösten Bewegungen der Lanzettfische seien auf strahlende Wärme zu beziehen, bedarf keiner Widerlegung mehr.)

Die Widersprüche in den Angaben über den Grad der Lichtempfindlichkeit des *Amphioxus* erklären sich zum Teile wohl daraus, daß man den Einfluß der Adaptation auf diese nie berücksichtigt hat (s. u.).

Es war bisher nicht versucht worden, das Verhalten der Lanzettfische gegenüber Lichtern von verschiedenen Wellenlängen zu untersuchen. Ich teile im folgenden von den Ergebnissen meiner einschlägigen Untersuchungen das Wesentlichste in Kürze mit.

Bei meinen ersten Beobachtungen (1909) am Spektrum wurden die am Boden eines Bassins mit planparallelen Wänden befindlichen 50—70 Tiere in passender Weise mittels eines rechteckigen, ca. 6 cm hohen, 1 cm breiten beweglichen Spiegels belichtet, der je nach seiner Stellung zu einem lichtstarken Spektrum Strahlen verschiedener Wellenlänge in das Bassin warf.

Mit kleinen zuckenden Bewegungen ging ich vom Rot zum Gelbrot, von Gelbrot zu Gelb usw. bis zum Violett, danach wieder in entgegengesetzter Richtung ins Rot zurück. Diese Bewegungen wurden in zahlreichen Versuchsreihen bei verschiedenen Stellungen des Prismas immer von neuem vorgenommen, so daß in oft wiederholten, von längeren Pausen unterbrochenen Serien schließlich alle den Boden des Gefäßes dicht bedeckenden *Amphioxus* der Wirkung der Strahlen verschiedener Wellenlänge ausgesetzt wurden, ohne daß das Bassin bewegt zu werden brauchte.

Unter mehreren hundert solcher Einzelversuche hatten 43 Bewegungen eines oder mehrerer Tiere zur Folge, davon erfolgte 42mal die Bewegung bei Verschieben aus Rot nach Gelb und bei Verschieben von Blau nach Grün. Nur in einem Falle wurde Bewegung bei Verschieben von Grün nach Blaugrün verzeichnet. Niemals traten Bewegungen bei Verschieben vom Blaugrün nach dem kurzwelligen Ende oder vom Gelb nach dem langwelligen Ende ein.

Diese und andere Versuche lehren übereinstimmend, daß die gelben und grünen Strahlen des Spektrums die stärkste Wirkung auf die Lanzettfische haben.

Von verschiedenen Methoden, die ich zu genauerer Ermittlung der relativen Reizwerte gelber und grüner Lichter benutzte, sei nur eine als Beispiel angeführt. Vor dem Bassin mit den *Amphioxus* stand ein Karton mit einem nur 5 mm breiten, ca. 10 cm hohen

spaltförmigen Ausschnitte, durch den je nach seiner Stellung verschiedene homogene Lichter ins Bassin gelangten. Fiel durch den Ausschnitt rotes oder rotgelbes Licht, so bewegte sich bei Vorübergleiten des Bassins vor diesem kein einziger *Amphioxus*; fiel gelbes Licht durch den Ausschnitt, so bewegten sich einige wenige Tiere; stand der Ausschnitt im gelblichen Grün, so kamen bei Vorübergleiten des Bassins viele Tiere in lebhafte Bewegung; fiel blaues Licht ein, so bewegten sich noch einige Tiere, aber nicht so viele, und diese nicht so lebhaft, wie im Grün; bei Bestrahlung mit Violett zeigten noch einzelne Tiere mäßige Bewegung. Ließ ich nun vor dem Ausschnitte einen Episcotister mit einer Sektorgröße von 90° rotieren und wiederholte die Versuche, so bewegten sich jetzt im Grün noch immer mehrere Tiere lebhaft; im Blau zeigte nur ein einziges noch Bewegung, im Gelb keines mehr.

Versuche, bei welchen ich die *Amphioxus* abwechselnd mit roten und blauen Glaslichtern bestrahlte, führten übereinstimmend zu dem Ergebnisse, daß auch ein für uns helles Rot auf die Tiere wenig oder gar nicht wirkt, während ein für uns dunkleres Blau lebhafte Bewegungen hervorruft.

Messende Versuche zur Bestimmung der adaptativen Empfindlichkeitssteigerung durch Dunkelaufenthalt bei *Amphioxus* nahm ich in der Weise vor, daß ich an einem Apparat von Art des in Fig. 6 (p. 607) wiedergegebenen durch Verschieben der Lampe das schwächste Reizlicht ermittelte, das bei hell und bei verschieden lange dunkel gehaltenen Tieren noch eben merkliche Bewegungen auslöste. Bei einer solchen Versuchsreihe war nach Dunkelaufenthalt von einer Stunde zum Hervorrufen deutlicher Reaktionen kaum der viertausendste Teil jener Lichtstärke erforderlich, die nach Aufenthalt in sehr hellem Lichte während 1—2 Minuten bei den *Amphioxus* eben noch Bewegungen hervorrief.

Meine Messungen lehren, daß die Kurve der Reizwerte der verschiedenen homogenen Lichter bei *Amphioxus* annähernd oder vollständig mit der Helligkeitskurve für die Fische und für den total farbenblinden Menschen übereinstimmt und daß die adaptativen Aenderungen der Lichtempfindlichkeit auch bei *Amphioxus* mit seinen primitiven Sehorganen weitgehende Aehnlichkeit mit jenen bei höheren Wirbeltieren zeigen.

Literatur.

Lichtsinn bei Wirbeltieren.

1819 ***Configliacchi** und **Rusconi**, Pavia (zit. nach Beer).*

1866 ***Schultze, M.**, Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 5, H. 2.*

1874 ***Müller, W.**, Ueber die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbeltiere, Leipzig (C. W. Vogel).*

1877 ***Kühne**, Untersuchungen aus dem physiolog. Institut Heidelberg I, 2.*

— ***Nüsslin**, Zur Kritik des Amphioxusauges. Inaug.-Diss. Tübingen.*

1881 ***Lubbock**, Ameisen, Bienen und Wespen. (Deutsch in d. Internat. wiss. Bibliothek, 1883.)*

1884 ***Graber**, Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Tiere, Leipzig.*

1885 **Graber**, *Ueber die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit einiger Meerestiere. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Bd. 91.*
1887 **van Genderen Stort**, *Ueber Form- und Ortsveränderungen der Netzhautelemente. Arch. f. Ophthalm., Bd. 33, Abt. 3.*
1889 **Lubbock**, *Die Sinne und das geistige Leben der Tiere. Internat. wissensch. Bibl.*
1890 **Dubois, R.**, *Sur la perception des radiations lumineuses par la peau. Compt. rend., T. 110.*
— **Loeb, J.**, *Der Heliotropismus der Tiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen, Würzburg 1890.*
1890 **Steinach**, *Untersuchungen zur vergleich. Physiologie der Iris. Pflügers Arch., Bd. 47.*
1891 — *Zur Physiologie und Anatomie des Sphincter pupillae etc. Lotos und Pflügers Arch.*
1892 **v. Koranyi**, *Ueber die Reizbarkeit der Froschhaut gegen Licht und Wärme. Ctlbl. f. Physiol., Bd. 6.*
— **Sachs, M.**, *Ueber den Einfluß farbiger Lichter auf die Weite der Pupille. Pflügers Arch., Bd. 52, p. 79.*
1893 — *Eine Methode der objektiven Prüfung des Farbensinnes. Arch. f. Ophthalmol., Bd. 39, H. 3.*
1894 **Krause**, *Die Retina. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., XI.*
1895 **Gates, Elmer**, *The Monist.*
1896 **Nagel, W.**, *Der Lichtsinn augenloser Tiere, Wiesbaden (Bergmann).*
1897 **Krause, W.**, *Die Farbenempfindung des Amphioxus. Zool. Anz., Bd. 20.*
1898 **Hesse, R.**, *Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. IV. Die Sehorgane des Amphioxus. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 5.*
— **Krause, W.**, *Die Lichtempfindung des Amphioxus. Anat. Anz., Bd. 17/18, p. 470.*
1900 **Abelsdorff**, *Die Aenderung der Pupillenweite durch verschiedenfarbige Belichtung. Ztschr. f. Physiol. d. Sinnesorgane, Bd. 22.*
— — *Ueber die Möglichkeit eines objektiven Nachweises der Farbenblindheit. Arch. f. Augenheilkunde, Bd. 41, p. 155.*
— — *Zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes bei Menschen und Tieren. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., p. 561.*
— **Beer**, *Ueber primitive Sehorgane. Wiener klin. Wochenschr., 1901.*
— **Greeff**, *Die mikroskopische Anatomie der Netzhaut und des Sehnerven. Gräfe-Sämisch, Hdb. d. ges. Augenheilkunde.*
— **Himstedt** und **Nagel**, *Ueber die Einwirkung der Becquerel- und der Röntgenstrahlen auf das Auge. Dieselben: Die Verteilung der Reizwerte für die Froschnetzhaut etc., mittels der Aktionsströme untersucht. Ber. d. Naturf. Ges. zu Freiburg, Bd. XI, p. 139 u. 153.*
— **Sachs, M.**, *Ueber den Einfluß farbiger Lichter auf die Weite der Pupille. Ztschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane, Bd. 22.*
1901 **Guth**, *Ueber die motorische Wirkung des Lichtes auf den Sphincter pupillae des Aal- und Froschauges. Pflügers Arch., Bd. 85.*
— **Nagel**, *Ueber den Farbensinn der Tiere, Wiesbaden (Bergmann).*
— **Zolotnitzki**, *Les poissons distinguent-ils les couleurs? Arch. de Zool. expér., T. 9.*
1902 **Burkhardt**, *Die Einheit des Sinnesorgansystems bei den Wirbeltieren. Verhandl. 5. internat. Zool.-Kongr. Berlin, p. 621.*
— **Himstedt** und **Nagel**, *Versuche über die Reizwirkung verschiedener Strahlenarten auf Menschen- und Tieraugen. Festschr. d. Univ. Freiburg.*
— **Kinnaman**, *Mental life of two Macacus rhesus monkeys in captivity. Amer. Journ. Psychol., Vol. 13, p. 98—148. 173—218.*
1903 **Parker**, *The skin and the eyes as receptive organs in the reactions of frogs to light. Amer. Journ. Physiol., Vol. 10, p. 28—36.*
— **Torelle, Ellen**, *The response of the frog to light. Amer. Journ. Physiol., Vol. 9, p. 466—488.*
1904 **Boveri**, *Ueber die phylogenetische Bedeutung der Sehorgane des Amphioxus. Zool. Jahrb., p. 409.*
— **Porter**, *A preliminary study of the psychology of the English sparrow. Amer. Journ. Psychol., Vol. 15, p. 313—346.*
1905 **Parker**, *On the stimulation of the integumentary nerves of fishes by light. Amer. Journ. Physiol., Vol. 14, p. 413—420.*
— **Piper**, *Unters. über das elektrom. Verh. der Netzhaut bei Warmblütern. Arch. f. An. u. Phys., Phys. Abt., Suppl.*
1906 **Bell**, *The reactions of the crayfish. Harvard Psychol. Studies, Vol. 2, p. 615—644.*
— **Hertel**, *Experimentelles über die Verengerung der Pupille auf Lichtreize. Ber. üb. d. 33. Vers. d. Ophthalmol. Ges.*
— **Parker**, *The reactions of Amphioxus to light. Proc. Soc. exper. Biol. and Med. New York.*

1906 **Porter,** *Further study of the English sparrow and other birds. Amer. Journ. Psychol., Vol. 17, p. 248—357.*
— **Washburn** *and* **Bentley,** *The establishment of an association involving color discrimination in the creek chub Semotilus atromaculatus. Journ. comp. Neurol. and Psychol., Vol. 16, p. 113.*
1907 **Abelsdorff,** *Einige Bemerkungen über den Farbensinn der Tag- und Nachtvögel. Arch. f. Augenheilk., Bd. 58, H. 1, p. 64.*
— **Cole,** *Concerning the intelligence of Raccoons. Journ. comp. Neurol. and Psychol., Vol. 17, p. 211—261.*
— **Hess, C.,** *Untersuchungen über den Lichtsinn und Farbensinn bei Tagvögeln. Arch. f. Augenheilk., Bd. 57, H. 4.*
— — *Ueber Dunkeladaptation u. Sehpurpur bei Hühnern u. Tauben. Ebenda, p. 298.*
— **Katz** *und* **Révész,** *Ein Beitrag zur Kenntnis des Lichtsinnes bei Hühnern. Nachr. d. K. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, Math.-phys. Kl.*
— **Nagel, W.,** *Der Farbensinn des Hundes. Ctbl. f. Physiol., Bd. XXI, No. 7.*
— **Nicolai,** *Die physiologische Methodik zur Erforschung der Tierpsyche, ihre Möglichkeit und ihre Anwendung. Journ. f. Psychol. u. Neurol., Bd. 10, Heft 1/2.*
— **Novikoff,** *Parietalauge von Lacerta agilis und Anguis fragilis. Biol. Ctbl., Bd. 27.*
— **Orbéli,** *Reflexes conditionnels du côté de l'oeil chez le chien. C. R. Soc. med. Russe St. Petersbourg. mars-mai und Arch. d. Sciences biol., T. 14 (1809).*
— **Reighard,** *An experimental field study of warning coloration in coral reef fishes. Pap. Tortug. Lab. Carnegie Inst., Washington, Vol. 2, p. 257.*
— **Samoiloff** *und* **Pheophilaktowa,** *Ueber die Farbenwahrnehmung beim Hunde. Ctbl. f. Physiol., Bd. 21, No. 5.*
— **Yerkes,** *The dancing monse, New York.*
1908 **Congdon,** *Recent studies upon the locomotor responses of animals to white light. Journ. comp. Neurol. and Psychol., Vol. 18, p. 309—328.*
— **Hess, C.,** *Untersuchungen über das Sehen und über die Pupillenreaktion von Tag- und von Nachtvögeln. Arch. f. Augenheilk., Bd. 59, H. 2, p. 143.*
— **Katz** *und* **Révész,** *Experimentell-psychologische Untersuchungen mit Hühnern. Ztschr. f. Psychol., Bd. 50, p. 93.*
— **Parker,** *The sensory reactions of Amphioxus. Proc. Amer. Acad. Arts and Sc., Vol. 43.*
1909 **Bauer, V.,** *Ueber sukzessiven Helligkeitskontrast bei Fischen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 23, No. 19.*
— **Colvin, Stephen,** *and* **Burford, C. C.,** *The color perception of three dogs, a cat and a squirrel. Psychol. Rev. Psychol. Monographs, 11, 1.*
— **Hess, C.,** *Untersuchungen über den Lichtsinn bei Fischen. Arch. f. Augenheilk., Bd. 64, Ergänzungsheft, p. 1.*
— **Parker,** *Influence of the eyes etc. on the movements of the dogfish (Mustelus canis). Bull. Bureau of Fisheries, Vol. 29.*
— **Watson,** *Some experiments bearing upon color-vision in monkeys. Journ. comp. Neurol. and Psychol., Vol. 19, p. 1—28.*
1910 **Bauer,** *Ueber das Farbenunterscheidungsvermögen der Fische. Pflügers Arch., Bd. 133, p. 7.*
— **Franz, V.,** *Phototaxis und Wanderung. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.*
— **Hess, C.,** *Untersuchungen über den Lichtsinn bei Reptilien und Amphibien. Pflügers Arch., Bd. 132, p. 255.*
— — *Ueber den angeblichen Nachweis von Farbensinn bei Fischen. Pflügers Arch., Bd. 134.*
— **Pearse,** *The reactions of the Amphibians to light. Proc. Amer. Acad. Arts and Sci., Vol. 45, p. 161—208.*
1911 **Bauer, V.,** *Zu meinen Versuchen über das Farbenunterscheidungsvermögen bei Fischen. Pflügers Arch., Bd. 137.*
— **Bujtendijk,** *Ueber die Farbe der Tarbutten nach Exstirpation der Augen. Biol. Ctbl., Bd. 31, No. 19.*
— **v. Frisch,** *Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut. Pflügers Arch., Bd. 138.*
— — *Ueber den Farbensinn der Fische. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges., p. 220.*
— **Hess, C.,** *Experimentelle Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Pflügers Arch., Bd. 142.*
— **Loeb, J.,** *Die Tropismen. Wintersteins Hdb. d. vergl. Physiol., Bd. 4, p. 474.*
— **Mast, S. O.,** *Light and the behavior of organisms. New York, John Wiley & Sons.*
— **Piper,** *Ueber die Netzhautströme. Arch. f. Physiol., Bd. 85.*
1912 **Hess, C.,** *Untersuchungen zur Frage nach dem Vorkommen von Farbensinn bei Fischen. Zool. Jahrb.*

II. Lichtsinn bei Wirbellosen.

A. Crustaceen.

a) Marine Krebse.

Wir beginnen zweckmäßig mit der Besprechung einiger mariner Crustaceen, deren Verhalten jenem der von mir untersuchten Fische in vieler Hinsicht ähnlich ist und die ich (1910) zum Teile mit ähnlichen Methoden untersuchen konnte. Auf die interessanten Einzelheiten des Verhaltens der Tiere kann ich nicht eingehen und beschränke mich auf Wiedergabe einiger Hauptversuche.

Podopsis Slabberi ist eine zu den Mysiden gehörige kleine Krebsart, deren lebhafte Neigung, nach dem für sie Hellen zu schwimmen, zu besonders schönen Erscheinungen führt. Im Spektrum sammeln sie sich, wie Fig. 7 zeigt, ganz wie die Fische, rasch in der Gegend des Gelbgrün bis Grün. Durch messende Versuche mit den für die Fische von mir ausgearbeiteten Methoden konnte ich zeigen, daß auch die Kurve der relativen Helligkeiten der verschiedenen Lichter des Spektrums bei *Podopsis* nicht nur ihr Maximum an ähnlicher oder gleicher Stelle hat, wie jene beim total farbenblinden Menschen, sondern daß sie auch in ihrem Verlaufe mit der letzteren weitgehende Uebereinstimmung zeigt.

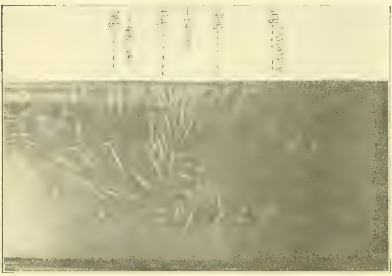


Fig. 7. *Podopsis Slabberi* im Spektrum. Die Tiere drängen sich am stärksten im Gelbgrün bis Grün zusammen.

Wurde das Bassin mit den Tieren ca. 30 Minuten an die helle Sonne gestellt, so zeigten sie danach in dem gleichen Spektrum, in dem sie vorher nach dem Grün geschwommen waren, keine deutliche Ansammlung mehr; wurde aber das Bassin dem Prisma genähert und der Spalt breiter gemacht, so zeigte sich wieder eine leichte Neigung, nach dem Grün zu schwimmen.

Weiter bemühte ich mich, über die „Reizschwelle" bei unseren Krebsen einigen Aufschluß zu bekommen. Für den Menschen bestimmt man diese bekanntlich, indem man die geringste Lichtstärke eines Reizlichtes ermittelt, bei welcher der Beobachter noch eben etwas zu sehen angibt. Bei den hier in Rede stehenden Tierarten können wir im allgemeinen nur die geringste Lichtstärke feststellen, die die Tiere zu bestimmten Schwimmbewegungen veranlaßt. Diese wird aber im allgemeinen größer als die kleinste von ihnen eben noch wahrgenommene Lichtstärke (= Reizschwelle), und von letzterer um so weniger verschieden sein, je prompter die

Tiere schon auf schwache Reizlichter reagieren. In welcher Weise besondere Eigentümlichkeiten gewisser Arten die Ermittelung eines der Reizschwelle ziemlich nahe kommenden Wertes erleichtern können, werden wir bei Schilderung des Verhaltens von *Atylus* sehen.

Bei den Beobachtungen an *Podopsis* suchte ich mit Hilfe der früher beschriebenen Methode die kleinsten Lichtstärken auf, die bei verschiedenen Adaptationszuständen unserer Tiere eben noch genügten, um deutliche Ansammlung derselben in den belichteten Teilen ihres Bassins herbeizuführen.

Nach Dunkelaufenthalt von ca. einer Viertelstunde gehen die Tiere noch stark nach dem belichteten Bassinteile vor dem Ende des Tunnels, wenn in diesem eine fünfkerzige Lampe in 3 m Entfernung steht und der vor dem Bassin rotierende Episkotister eine Sektorengröße von 60° hat; selbst bei einer Sektorengröße von nur 20° ist noch eben eine Ansammlung der Tiere zu erkennen. Aehnliche Werte erhielt ich bei Abschwächen des durch den Ausschnitt zum Bassin gelangenden Lichtes mittels rauchgrauer Gläser, deren Lichtabsorption ich photometrisch bestimmt hatte.

Die Versuche zeigen, auf wie geringe Lichtstärken unsere Krebse schon reagieren. Berücksichtigen wir weiter, daß alle meine Beobachtungen übereinstimmend bei jenen Tieren innerhalb eines großen Gebietes der absoluten Lichtstärken eine sehr feine Unterschiedsempfindlichkeit für Helligkeiten erkennen lassen, so ergibt sich zur Genüge, daß auch hier, wie bei den Fischen (s. p. 609), die charakteristische Verteilung in lichtstarken Spektren nicht etwa dadurch bedingt sein kann, daß die Reizschwelle für sie beträchtlich höher liegt als ceteris paribus für unser Auge. In dem gleichen Sinne sprechen auch die im folgenden mitzuteilenden Beobachtungen an anderen Wirbellosen.

Die Augen der *Podopsis* sitzen auf langen, leicht beweglichen Stielen. Belichtung der vorher dunkel gehaltenen Tiere hat regelmäßig eine deutliche Augenbewegung zur Folge, doch ist diese nicht entfernt so ausgiebig, wie z. B. bei Daphnien (s. d.), und daher zur Prüfung der Wirkung verschiedenfarbiger Lichter weniger gut geeignet. Am besten kann man die Augenbewegungen verfolgen, wenn man etwa ein Tier zunächst mit einer kleinen Bogenlampe bestrahlt, vor die ein rotes Glas gehalten wird, das genügend Licht durchläßt, um die Augenstellung bequem zu beobachten. So oft das rote Glas weggezogen wird, bewegen die Augen sich etwas.

Von Versuchen, die ich mit einigen anderen Mysiden anstellte, seien nur folgende erwähnt:

Eine *Mysis*-Art (*M. longicornis?*) eilte, nach längerem Dunkelaufenthalte im Parallelwandbassin ins Spektrum gebracht, lebhaft nach dem Grün. Die Tiere hatten Neigung, sich am Boden zu sammeln, im Grün aber drängten sie sich in so großen Mengen zusammen, daß sie nur noch übereinander Platz hatten; der Raum, den sie ausfüllten, wurde ungefähr von einer Kurve begrenzt, deren Maximum wieder im Gelbgrün bis Grün lag und die von hier nach dem Rot hin rasch, nach dem Blau und Violett langsamer abfiel. Bei Verschieben des Spektrums schwammen sie sofort wieder dem Grün nach; durch den Schatten eines vor dem Bassin vorgeschobenen schwarzen Kartons konnte ich sie leicht nach dem einen oder dem anderen Spektrumende

treiben; versuchte ich sie im Rot zusammenzudrängen, so gelang mir dies, ähnlich wie bei entsprechenden Versuchen mit Fischen (s. d.) immer nur bis zu einer gewissen Grenze, die vom äußersten Rot noch eine Strecke weit entfernt war. Wurde der Karton weiter vorgeschoben, so verteilten die Tiere sich beinahe gleichmäßig im Schatten des Kartons und im äußersten Rot.

Die hier mitgeteilten sind die ersten Versuche, die an Mysiden mit farbigen Lichtern angestellt wurden.

Bauer (1908) untersuchte bei Mysiden den Einfluß gemischten Lichtes auf ihren Phototropismus. Die von ihm untersuchten Arten reagierten mit Ausnahme von *Macropsis* und *Gastrosaccus* nach vorhergehender Verdunkelung negativ, nach Aufenthalt im Hellen positiv phototrop. Starker Lichteinfall von oben her treibt die Tiere in die Tiefe. Die Augen regulieren die Schwimmrichtung in der Horizontalen, indem Reizung eines Auges Hemmung der Beinbewegung der gegenüberliegenden Seite zur Folge hat; durch das langsamere Schlagen der dem gereizten Auge gegenüberliegenden Beine entsteht eine Fluchtbewegung vom Reizorte fort. Als Reiz wirkt, je nach dem Adaptationszustande, sowohl Belichtung als Beschattung, was Bauer durch Annahme eines doppelsinnigen Vorganges im Sinne Herings erklärt; die Bedeutung dieser Einrichtung sieht er darin, daß die Tiere hierdurch in einem Milieu mit konstanter Belichtung festgehalten werden. —

Eine andere Krebsart, die sich mir für genauere Untersuchungen gut geeignet erwies, ist *Atylus Swammerdamii*, ein etwa $^1/_2$—$^3/_4$ cm großer Amphipode, der meist in einer Tiefe von nur wenigen Metern in großen Mengen gefangen wird. Die Augen sind hier, zum Unterschiede von der vorher geschilderten Form, ungestielt und sitzen als flache, nierenförmige, unbewegliche Masse dem Kopfe seitlich auf.

Die *Atylus* zeichnen sich durch lebhaftes Hin- und Herschwimmen aus; dabei ist aber die Neigung, sich in dem für sie Hellen anzusammeln, so ausgesprochen, daß z. B. in einem zur Hälfte belichteten Bassin, obgleich bei dem raschen Hin- und Herschwimmen immer noch ein großer Teil der Tiere aus dem Hellen ins Dunkle kommt, schon nach 10—20 Sekunden die Mehrzahl der *Atylus* sich in der helleren Hälfte befindet. Oft zeigt ein mehr oder weniger großer Teil derselben Neigung, den Boden des Gefäßes aufzusuchen und dann hier liegen zu bleiben; bei Verdunklung einer Bassinhälfte lag nach kurzer Zeit die Mehrzahl der Tiere in der helleren Hälfte in großen Mengen am Boden.

Eine Eigentümlichkeit der *Atylus* besteht darin, daß bei jedem stärkeren Belichtungswechsel, sei es Zunahme oder Abnahme der Belichtungsstärke, die Tiere vorübergehend, kaum eine Sekunde lang, etwas nach unten gehen; am schönsten kann man diese Erscheinung verfolgen, wenn man etwa das ganze Bassin mit einer Bogenlampe gleichmäßig belichtet und dann ein passendes rotes Glas (das für die Tiere sehr geringen Helligkeitswert hat) abwechselnd vorhalten und wegziehen läßt. Besonders beim Wegziehen desselben sinken sie dann vorübergehend ein wenig nach unten; aber auch wenn das rote Glas wieder vorgeschoben wird, sinken sie, wenn auch weniger stark, so doch deutlich und konstant für $^1/_2$—1 Sekunde; danach schwimmen sie wieder wie vorher angenähert horizontal hin und her.

Im Spektrum sammeln sich schon in wenigen Sekunden die meisten *Atylus* in der Gegend des Gelbgrün bis Grün, am stärksten entsprechend einer Wellenlänge von etwa 540—520 $\mu\mu$. Auch bei

länger dauernder Bestrahlung bleiben sie vorwiegend in diesem Teile des Spektrums; ihre Zahl nimmt dann stets nach dem Rot hin rasch, nach dem Blau und Violett hin langsamer ab, im äußersten Rot und Ultrarot bleiben meist wenige oder gar keine Tiere.

Die Eigentümlichkeit unserer Krebse, beständig hin und her zu schwimmen, gestattet die Anwendung einiger messender Methoden, die für andere, weniger lebhaft schwimmende Tiere nicht in Betracht kommen.

Brachte ich dicht vor die der Lichtquelle des Spektrums zugekehrte Bassinwand einen schwarzen Kartonstreifen von solcher Breite, daß sein einer Rand etwa dem reinen Gelb des Spektrums (ca. 575 $\mu\mu$), der andere dem gelblichen Grün (etwa 525 $\mu\mu$) entsprach (diese Werte wurden mit dem Spektroskop bestimmt), so sammelte sich rasch die Mehrzahl der Tiere auf der dem gelblichen Grün entsprechenden Seite des durch den Streifen im Bassin entworfenen Schattens. Diese ungleiche Verteilung der Tiere läßt sich auch dann noch schön wahrnehmen, wenn man von den Enden des Spektrums her zwei schwarze Kartons mit vertikalen Rändern so weit vorschiebt, daß auf beiden Seiten jenes mittleren Streifes nur je ein etwa 2 cm breiter Teil des Bassins von dem homogenen Lichte getroffen wird. Die Verschiedenheit der Zahl der Tiere in den beiden Abteilungen ist dann unschwer zu erkennen. Bei dem angegebenen Versuche erschien meinem helladaptierten Auge der Bassinteil, der von gelben und rotgelben Strahlen getroffen wurde (im durchfallenden Lichte) wesentlich heller als der von den Krebsen bevorzugte, von gelblichgrünem bis blauem Lichte durchstrahlte; setzte ich aber die Lichtstärken beider Teile gleichmäßig herab, indem ich durch einen Episkotister mit genügend schmalem Ausschnitte blickte, so erschien jetzt meinem dunkeladaptierten Auge der dem Gelbgrün bis Blau entsprechende Teil deutlich heller als der andere.

Bei anderen Versuchen ermittelte ich diejenige Stellung des vor dem Bassin verschieblich angebrachten Kartonstreifens, bei der die Tiere sich angenähert gleich zahlreich in den Bassinteilen rechts und links vom Streifenschatten verteilten; für unser Auge war dann auf der einen Streifenseite Grüngelb, auf der anderen Grün bzw. bläuliches Grün sichtbar. Meinem helladaptierten Auge erschien diese letztere Seite bei voller Lichtstärke dunkler als die andere; dem dunkeladaptierten Auge erschienen, nach gleichmäßiger Herabsetzung der Lichtstärken mittels Episkotisters, beide Seiten angenähert gleich hell.

Wir können von einer „Gleichung" für die Tiere sprechen, wenn ihre Zahl in beiden Hälften angenähert gleich groß ist; unser Versuch zeigt, daß eine solche Gleichung für *Atylus* der Helligkeitsgleichung für das normale dunkeladaptierte Menschenauge bei passend herabgesetzter Lichtstärke und jener für den total farbenblinden Menschen bei jeder Lichtstärke entspricht.

Auf dem geschilderten Wege stellte ich eine weitere Reihe von Gleichungen her und konnte damit unter anderem folgendes feststellen: Die Lichtstärke des homogenen Gelbgrün mußte zur Herstellung einer Gleichung mit dem Rotgelb (640—590 $\mu\mu$) des gleichen Spektrums herabgesetzt werden auf weniger als $^1/_8$,

zur Gleichung mit Blauviolett (470—450 $\mu\mu$) auf etwa $^1/_2$,
„ „ „ Violett (430—420 $\mu\mu$) „ „ $^1/_6$.

Setzen wir wieder den dem Gelbgrün entsprechenden Wert = 100, so ist jener für Rotgelb kleiner als 12, jener für Blauviolett etwa = 50, jener für Violett etwa = 16. Diese Messungen lehren, daß die Hellig-

keitskurve, die wir hier bei *Atylus* auf einem von dem früheren verschiedenen Wege erhielten, wieder weitgehende Aehnlichkeit mit jener bei *Podopsis*, bei Fischen und beim total farbenblinden Menschen zeigt.

Gewiß machen diese Werte noch nicht auf sehr hohe Genauigkeit Anspruch. Zu den mitgeteilten Messungen bestimmte mich wesentlich der Wunsch, die mich beschäftigenden Angaben von möglichst vielen verschiedenen Seiten in Angriff zu nehmen, eine Vorstellung davon zu geben, wie ähnlich, bei so großen Verschiedenheiten der Lebensgewohnheiten und des Augenbaues, die durch das Licht ausgelösten Regungen der nervösen Substanz des Sehorganes bei den verschiedenen Tieren sind, und anzudeuten, auf welchen Wegen etwa bei künftigen Untersuchungen eine Förderung unserer Kenntnisse zu erhoffen ist.

Besonderes Interesse beanspruchen die folgenden Versuche über die geringsten Lichtstärken, die noch eben eine Ansammlung der *Atylus* in den bestrahlten Bassinteilen herbeizuführen vermögen, und über den Einfluß der Adaptation auf diese Lichtstärken. Bei den anderen von mir untersuchten Krebsen wurde die Ansammlung in den belichteten Bassinteilen wohl vorwiegend dadurch bedingt, daß die Tiere das durch Zerstreuung aus den direkt belichteten in die nicht bestrahlten Bassinteile gelangende Licht wahrnehmen und diesem zuschwimmen. Bei *Atylus* liegen die Verhältnisse infolge ihres lebhaften Hin- und Herschwimmens etwas anders. Sie gelangen bei ihren raschen Ortsveränderungen bald in beschattete, bald in belichtete Bassinteile und können so das die letzteren treffende Licht selbst wahrnehmen; daher wird bei abnehmender Lichtstärke das schwächste Reizlicht, das die Tiere noch bestimmt, im bestrahlten Bassinteile zu bleiben, bzw. bei Uebergang in die dunklen Teile wieder umzukehren, dem Werte näher liegen, der der „Reizschwelle“ für den Menschen entspricht, als dies bei anderen von mir untersuchten Krebsen der Fall ist. Es ergab sich, daß für die hell- bzw. kurz dunkeladaptierten Tiere zur Ansammlung im belichteten Teile die Lichtstärke mehr als 3000mal so groß gemacht werden mußte, als jene war, die zur Ansammlung der lange dunkeladaptierten genügte (bei anderen, an einem trüben Tage nicht so ausgiebig helladaptierten Tieren war zur Ansammlung eine etwa 600mal größere Lichtstärke erforderlich als bei den lange dunkeladaptierten.)

Meine Beobachtungen geben ein anschauliches Bild von dem Umfange der adaptativen Aenderungen und deren Einfluß auf die in Rede stehenden Vorgänge bei *Atylus*; sie zeigen ferner, wie geringe Lichtstärken genügen können, um die charakteristische Ansammlung der Tiere herbeizuführen. —

Weitere Versuche, die ich mit verschiedenen anderen marinen Krebsen anstellte, führten in allen hier in Betracht kommenden Punkten zu gleichen Ergebnissen. Ich berichte daher über sie nur kurz, und nur insofern sie zur Beseitigung verbreiteter Irrtümer von Interesse sein können.

Für die Nauplien von *Balanus perforatus* hatten Groom und Loeb (1890) auf Grund von Versuchen mit blauen und roten Gläsern angegeben, daß auch hier wesentlich die kurzwelligen Strahlen die „heliotropisch wirksamen“ seien. Nachdem ich (1909) die Irrigkeit der von Loeb für *Daphnia* gemachten Angaben nachgewiesen hatte, bestätigte dieser (1910) durch Wiederholung meiner Daphnienver-

suche (s. u.) meine Befunde und nahm daraufhin auch an *Balanus* Versuche mit homogenen Lichtern nach den von mir entwickelten Methoden vor. Er gibt nunmehr auch hier seine frühere Darstellung auf, seine Versuche stimmen jetzt gut mit jenen überein, die ich (Frühjahr 1910) unabhängig von Loeb in Neapel anstellte. Doch fand ich die mir zur Verfügung stehenden *Balanus*-Nauplien für meine Zwecke weniger geeignet als die vorher besprochenen Krebse, da sie erst durch größere Lichtstärken- bzw. Helligkeitsunterschiede zu Ortsveränderungen veranlaßt wurden als jene. Immerhin ließ sich leicht zeigen, daß auch für diese zum Hellen gehenden Tiere das Spektrum in der Gegend des Gelbgrün bis Grün am hellsten ist.

Man kann die *Balanus*-Nauplien, wie Loeb fand, „negativ heliotropisch" machen, wenn man sie einem genügend starken Lichte aussetzt; bei meinen Tieren war dies der Fall, nachdem ich ihr Bassin einige Minuten mit einer Bogenlampe bestrahlt hatte. Brachte ich sie nun in ihrem Parallelwandbassin ins Spektrum zurück, so sammelten sich jetzt die Nauplien an der von der Lichtquelle abgekehrten Bassinwand und konnten von hier mit einer Taschenlampe zurückgetrieben werden. Ließ ich sie einige Minuten im Spektrum stehen, so waren bald im Gelbgrün bis Grün die wenigsten, im Rot und Ultrarot die meisten Tiere, im Violett mehr als im Grün, aber nicht so viele als im Rot. Also auch bei dieser Umkehrung des ersten Versuches wirkte das Gelbgrün bis Grün so auf die Tiere, wie es der Fall sein muß, wenn das Spektrum hier für sie am hellsten ist.

Groom und Loeb brachten im Anschlusse an ihre *Balanus*-Versuche die periodischen Tiefenwanderungen, die viele Tiere zeigen, mit ihrem „Heliotropismus" in Zusammenhang, der bei den fraglichen Tieren periodischen Aenderungen unterliege.

Eine bisher nicht beschriebene interessante Lichtreaktion konnte ich an ausgewachsenen *Balanus* nachweisen. Wenn diese bei konstanter Belichtung im Wasser liegen, pflegen sie bekanntlich in regelmäßigen kurzen Intervallen ihre Rankenfüße zwischen den Schalen hervorzustrecken. Ich fand nun, daß bei Beschattung die Füße jedesmal rasch eingezogen und die Schalen für mehrere Sekunden vollständig geschlossen wurden. Lichtstärkevermehrung hat keinen Einfluß auf diese periodischen Bewegungen.

Da zu dem charakteristischen Einziehen der Füße schon sehr geringe Lichtstärkeverminderungen genügen, war es mir auch mit Hilfe dieser Erscheinung möglich, Aufschluß über die relativen Helligkeiten der verschiedenen farbigen Lichter für *Balanus* zu erhalten. Ich brachte einige Tiere im Parallelwandbassin in das Gelbgrün und Grün des Spektrums und variierte durch kleine zuckende Bewegungen einer vor dem Prisma aufgestellten Linse die Farbe des auf die Krebse fallenden Lichtes. Regelmäßig erfolgte bei Uebergang vom Gelbgrün zum Gelbrot des Spektrums rasches Einziehen der Füße und Schließen der Schalen, so, wie es sonst bei Verdunklung der Fall ist. Bei Uebergang vom Gelbgrün zum Grün bis Blaugrün bewegten die Füße sich oft unverändert weiter; wurden aber die vorher im Grün befindlichen Tiere vom Blau oder vom Blauviolett des Spektrums bestrahlt, so zogen sie die Füße ein und schlossen die Schalen. Uebergang vom Rot oder vom Blau zum Gelbgrün bis Grün des Spektrums hatte keinen Einfluß auf die Bewegungen der Füße.

Versuche mit farbigen Glaslichtern stellte ich in der Weise an, daß ich vor einer Bogenlampe in raschem Wechsel passende blaue

und rote Gläser verschob. Ich hatte die Tiere so aufgestellt, daß sie zunächst von einem für uns dunkelblauen Lichte bestrahlt wurden; wenn sie die charakteristischen periodischen Fußbewegungen zeigten, wurde rasch an Stelle der blauen das rote Glas vorgeschoben. Obschon dieses für uns wesentlich heller erschien als das Blau, zogen die Tiere sofort ihre Füße ein und schlossen die Schalen.

Auch für diese Krebse hat also das Rot nur einen äußerst geringen Helligkeitswert, und auch gegenüber anderen farbigen Lichtern zeigen sie das von mir bei mehreren anderen Krebsarten gefundene Verhalten, das darauf hinweist, daß ihre Sehqualitäten ähnliche oder die gleichen sind, wie die eines total farbenblinden Menschen.

b) Süßwasserkrebse.

Unter den Süßwasserkrebsen möge das Verhalten der Daphnien etwas ausführlicher besprochen werden, weil an ihnen Untersuchungen über Lichtempfindlichkeit früher mehrfach (freilich ohne Kenntnis der wissenschaftlichen Farbenlehre) angestellt worden waren. Meine ersten orientierenden Versuche zeigten mir, daß für das Verhalten der Daphnien gegenüber verschiedenen Reizlichtern ihr Adaptationszustand, auf den man bisher nie geachtet hatte, von ausschlaggebender Bedeutung ist. Das verschiedene Verhalten der Tiere bei verschiedenen Adaptationszuständen möge durch ein Beispiel veranschaulicht werden.

Hält man eine geeignete Lichtquelle (etwa eine passend gefaßte Nernstlampe) an ein Parallelwandbassin mit helladaptierten Daphnien, so eilen diese sofort aus allen Teilen des Bassins lebhaft auf die Lichtquelle zu, einerlei aus welcher Richtung das Licht in das Wasser fällt. Kommt es von oben, so schwimmen die Daphnien rasch nach oben innerhalb eines Lichtkegels, dessen Spitze die der Lichtquelle zunächst gelegene Stelle der Wasseroberfläche bildet; hält man die Lampe nun rasch unter den Glasboden des Gefäßes, so kehren die an der Wasseroberfläche angesammelten Tiere um und schwimmen, den Kopf nach unten, aktiv auf den Boden des Gefäßes zu. Durch seitlich einfallendes Licht kann man solche helladaptierte Daphnien leicht am belichteten Bassinende sammeln. Hält man aber die gleiche Lampe in genau gleicher Weise an ein Bassin mit Daphnien, die etwa $^1/_2$ Stunde dunkel gehalten waren, so schwimmen bei Annäherung des Lichtes nur wenige, meist gar keine Daphnien auf das Licht zu. Die im Bassin verteilten sinken selbst bei ziemlich großem Abstande der Lampe und entsprechend geringer Lichtstärke, den Kopf nach oben, passiv gegen den Boden des Gefäßes herunter. Setzt man durch Entfernen der Lichtquelle die Lichtstärke so weit herab, daß man die Daphnien eben noch beobachten kann, so beginnen ihre Ruderantennen wieder lebhafter zu arbeiten, und die Tiere steigen nach oben, einerlei aus welcher Richtung das schwache Licht ins Bassin fällt. Sobald man die Lichtstärke durch Nähern der Lampe wieder erhöht, beginnen die inzwischen oben angesammelten Tiere wieder, und zwar lediglich infolge Aufhörens ihrer Schwimmbewegungen, zu sinken.

Es sammeln sich also, wenn das Licht von unten einfällt, jedesmal, bei Hell- wie bei Dunkeladaptation, die Daphnien am Boden des Gefäßes; doch geschieht dies bei den helladaptierten Tieren durch aktives Schwimmen mit nach unten gerichtetem Kopfe, bei den dunkeladaptierten durch passives Sinken mit nach oben gerichtetem Kopfe.

Messende Bestimmungen an hell- und an dunkeladaptierten

Tieren in der früher erwähnten Weise ergaben unter anderem, daß bei dunkeladaptierten Daphnien die Schwimmbewegungen gehemmt werden durch ein Licht, das kaum den 2000. Teil so stark ist wie jenes, das bei helladaptierten Tieren lebhafte Schwimmbewegungen hervorruft.

Diese adaptativen Aenderungen erfolgen verhältnismäßig rasch: Daphnien, die $^1/_2$ Stunde an der Sonne gestanden hatten, eilten, als ich sie im Dunkelzimmer mit einer seitlich vorgehaltenen Lampe belichtete, in Mengen auf diese zu. Nach 5 Minuten Dunkeladaptation war ihre Neigung, auf die in gleicher Weise vorgehaltene Lampe zu schwimmen, schon viel geringer, und sobald sie in nächste Nähe der Lampe gekommen waren, sanken viele von ihnen nach unten. Nach erneutem Dunkelaufenthalte während 5 Minuten hatte Belichtung mit der gleichen Lampe nur noch sehr geringes Streben zum Lichte und deutliches Sinken der Mehrzahl der Tiere zur Folge. Daphnien, die $^3/_4$ Stunden dunkel gehalten waren, verhielten sich nicht viel anders als die nur 10 Minuten dunkeladaptierten. Bei ersteren war das Streben zum Lichte noch geringer und das Sinken noch ausgesprochener.

Auch die Aenderungen der Lichtstärke eines dauernd auf *Daphnia* wirkenden Reizlichtes haben bei hell- und bei dunkeladaptierten Tieren verschiedene Folgen. Im allgemeinen läßt sich etwa sagen, daß, innerhalb gewisser Grenzen, bei helladaptierten Tieren Verstärkung des dauernd auf sie wirkenden Reizlichtes die Schwimmbewegungen lebhafter, Abnahme der Lichtstärke sie träger zu machen pflegt. Umgekehrt kann man oft sehen, daß bei dunkeladaptierten, der Wirkung eines entsprechend schwachen Reizlichtes ausgesetzten Daphnien Zunahme der Lichtstärke die Schwimmbewegungen träger, Abnahme der Lichtstärke sie lebhafter macht.

Schon diese wenigen Erfahrungen genügen, um zu zeigen, wie verwickelt die Verhältnisse für die Beobachtung der Daphnien durch diesen Einfluß der Adaptation werden; manche von den Widersprüchen und Irrtümern in den Angaben früherer Beobachter mögen hierin eine genügende Erklärung finden, so daß wir auf besondere Erörterung derselben verzichten dürfen.

Innerhalb der hier in Betracht kommenden Grenzen der Lichtstärken fand ich wiederholt, daß zum Hellen gehende Daphnien ausgesprochene Neigung zeigten, aus der weniger hellen in die hellere Bassinhälfte zu schwimmen, wenn die Lichtstärke der letzteren zu jener der ersten sich verhielt wie 1,77 : 1; doch sind dies noch nicht die kleinsten Unterschiede, bei welchen die ersten Anfänge des Wanderns von der einen nach der anderen Hälfte wahrzunehmen sind. Die Daphnien reagieren zwar nicht auf so kleine Lichtstärkenunterschiede, wie die von mir untersuchten Fische und marinen Krebse, doch aber auf genügend kleine, um Spektrumversuche mit Erfolg anstellen zu können. Von diesen seien nur die wichtigsten kurz beschrieben.

Bringt man Daphnien, die durch längeren Aufenthalt in einem mäßig hellen, gleichmäßig belichteten Raume für diese Lichtstärke adaptiert sind und die sich in ihrem Bassin vorwiegend nahe dem Boden aufhalten und von hier mehr oder weniger weit nach aufwärts schwimmen, in ein ziemlich lichtstarkes Spektrum, so beginnen sie sofort aus den verschiedenen Teilen des sichtbaren Spektrums nach dem Gelbgrün bis Grün zu schwimmen, am lebhaftesten jene im Rot und Rotgelb, deren Schwimmrichtung jetzt am meisten von der Vertikalen abweicht. Aber auch die Daphnien im Blau und Violett streben

lebhaft dem Grün zu, indem sie schräg nach oben schwimmen; dagegen ist die Schwimmbewegung der in Gelbgrün und Grün befindlichen Tiere im allgemeinen angenähert senkrecht nach oben gerichtet. Bei Verschieben des Spektrums um kleine Strecken nach rechts oder links ändert sofort der größere Teil der Tiere die Schwimmrichtung und strebt wieder dem Grün zu. Da die Beobachtung der kleinen Tiere in den lichtschwachen Teilen des Spektrums schwierig sein kann, machte ich Blitzlichtaufnahmen, auf welchen die Verteilung der Tiere gut zu sehen ist.

Von meinen Versuchen mit Glaslichtern seien nur folgende angeführt: Ist die eine Bassinhälfte mit lichtstarkem blauen, die andere mit einem für unser helladaptiertes Auge deutlich heller roten Glase belichtet, so eilen die Daphnien nach dem Blau, wenn dieses unserem dunkeladaptierten Auge bei passend herabgesetzter Lichtstärke beider, nun farblos gesehenen Lichter deutlich heller erscheint als das Rot. Steigert man aber die Lichtstärke des Rot so weit, daß es unserem dunkeladaptierten Auge beträchtlich heller erscheint als das Blau, so eilen die Tiere aus dem Blau ins Rot.

Weitere Versuche, über die ich früher (1909) berichtet habe, mögen hier übergangen werden; dagegen ist der von mir gefundene Einfluß verschiedenfarbiger Lichter auf die Augenbewegungen der Daphnien eingehender zu erörtern.

Ràdl hatte (1901) beobachtet, daß das Auge von Daphnien und anderen Cladoceren, insbesondere von *Simocephalus*, unter den Copepoden jenes von *Diaptomus* auf Belichtung mit bestimmten Bewegungen reagiert, und zwar so, daß „bei jeder Lage des Körpers der Scheitel des Auges der Lichtquelle entweder vollständig zugekehrt ist oder diese Orientierung wenigstens einzunehmen sucht"; weiter fand er, daß die Größe der Augendrehung auch von der Menge des auffallenden Lichtes abhängig ist. Ich selbst hatte, ohne die Ràdlschen Untersuchungen zu kennen, die gleichen Beobachtungen gemacht, als ich mich mit der Lichtreaktion der Daphnien zu beschäftigen begann. Einige meiner einschlägigen Untersuchungen mögen, soweit sie zum Verständnis dieses merkwürdigen Phänomens dienen können, kurz mitgeteilt werden.

Daphnia besitzt ein einziges, unpaares Auge unter der zarten helmartigen Hülle des Kopfes; letztere ist so durchsichtig, daß man unter dem Mikroskop selbst bei stärkerer Vergrößerung die für uns hier wichtigen Einzelheiten des Auges, seine Muskeln usw. beobachten kann. Das Auge selbst hat bei mittelgroßen Tieren einen Durchmesser von ungefähr 0,1 mm; an seiner Unterseite sieht man eine flache sattelförmige, von vorn nach hinten verlaufende Einsenkung. Bei Betrachtung von der Seite her scheint es angenähert kugelig, bei Betrachtung von oben ist sein Querdurchmesser größer als der Längsdurchmesser, und infolge der erwähnten Einsenkung erscheint es etwa nierenförmig. An der Oberfläche nimmt man eine Reihe kugeliger, stark lichtbrechender Vorwölbungen wahr, die durch Züge dunklen Pigmentes voneinander getrennt erscheinen (vgl. Fig. 8). Das Auge wird durch vier lange, schmale Muskeln bewegt, deren Form an die zweier dicht aneinander liegender glatter Muskelzellen erinnert; ungefähr in der Mitte ihrer Länge zeigen sie je eine kleine seitliche, anscheinend kernhaltige Verdickung. Diese vier Muskeln entspringen von einer oberhalb des Hirnes gelegenen Stelle und inserieren oben und unten, rechts und links in der Peripherie des Auges. In dem so gebildeten Muskeltrichter verläuft ein Bündel feiner Nerven zum Auge, die aus einer pilzförmigen

Ausbuchtung des Gehirns entspringen. An der Spitze eines von hier nach vorn unten verlaufenden spornartigen Auswuchses liegt das kleine, als schwarzes Pünktchen sichtbare Nebenauge.

Belichtet man eine auf dem Objekttische liegende *Daphnia* im Dunkelzimmer von der Seite her, etwa mit einer passend montierten Nernstlampe, so wendet ihr Auge sich sofort in der Richtung nach der Lichtquelle und behält (abgesehen von kleinen Zuckungen) diese Stellung bei, solange Richtung und Lichtstärke des Reizlichtes unverändert bleiben. Bewegt ein Mitarbeiter die Lichtquelle im Bogen um das Tier so, daß das Auge immer angenähert gleich stark belichtet bleibt, und nur die Richtung des einfallenden Lichtes allmählich geändert wird, so folgt das Auge in überraschend großem Umfange der Lichtquelle; man kann es leicht auf diese Weise um Winkel von ca. 120—150° sich drehen lassen. (Die Figuren 8 und 9 zeigen ein

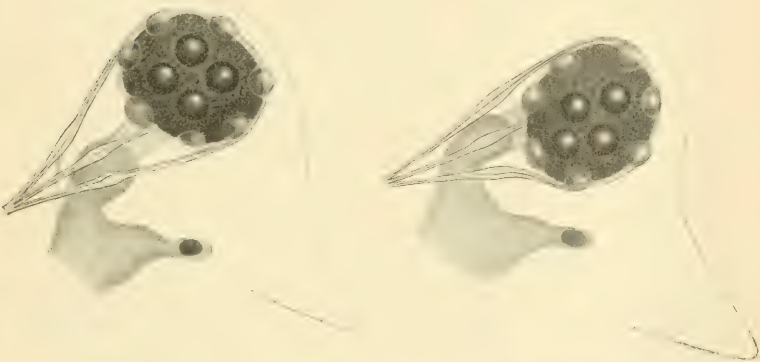


Fig. 8 und 9. Daphnienauge bei verschiedenen, durch verschiedene Belichtungsrichtung bedingten Augenstellungen.

Auge in zwei verschiedenen Stellungen; doch entsprechen diese bei weitem nicht den g r ö ß t e n von mir gesehenen Verschiedenheiten der Augenstellung.)

Wird ein Daphnienauge, das bei der schwächsten zur Beobachtung genügenden Belichtung geradeaus gerichtet ist, durch ein Reizlicht von bestimmter Stärke, z. B. von der Seite her, getroffen, so dreht es sich um einen bestimmten Winkel in der Richtung nach dem Lichte hin. Wird nun die Lichtstärke dieses Reizlichtes bei unveränderter Einfallsrichtung erhöht, so wendet das Auge sich noch weiter in der Richtung zum Lichte; wird die Lichtstärke gemindert, so kehrt es wieder mehr oder weniger weit in der Richtung zu seiner Ausgangsstellung zurück. Wir wollen diese Bewegungen im folgenden kurz als Verdunkelungs- bzw. Erhellungsbewegungen bezeichnen. Bei passender Versuchsanordnung konnte ich regelmäßig solche Augenbewegungen hervorrufen, wenn ich die Lichtstärke des Reizlichtes im Verhältnisse von 1 zu 1,5 erhöhte.

Weitere Versuche galten dem Studium des bisher nicht bekannten Einflusses farbiger Lichter auf Stellung und Bewegung des Daphnienauges. Von meinen einschlägigen Versuchen sei hier nur einer wiedergegeben, der sich mit verhältnismäßig einfachen Hilfsmitteln leicht wiederholen läßt.

Als Lichtquelle dient das Stäbchen eines Nernstkörpers, das in lichtdichter Hülse vor dem Spalte eines kleinen geradsichtigen Handspektroskopes angebracht wird. Vor dem Okular des Spektroskopes wird eine Konvexlinse so aufgestellt, daß die von ihr gesammelten und durch den Planspiegel des Mikroskopes nach oben geworfenen Strahlen in der Objektebene ein nur wenige Millimeter breites Spektrum bilden. Durch kleinste Drehungen des Spiegels wird die gewünschte Spektralfarbe auf das Daphnienauge geworfen. Zunächst brachte ich letzteres ins Gelbgrün und ermittelte durch abwechselndes Vorschieben und Zurückziehen eines angenähert farblos rauchgrauen Glases die Richtung der Verdunklungs- und Erhellungsbewegungen des Auges. Wurden danach die erwähnten kleinen Spiegelbewegungen vorgenommen, so ließ sich aufs schönste zeigen, daß bei Uebergang von Gelbgrün zu Rot eine starke, bei Uebergang von Gelbgrün zu Blau bzw. Violett eine geringere, aber doch immer deutliche Verdunklungsbewegung erfolgte. Umgekehrt hatte Uebergang von Violett oder Blau zu Gelbgrün deutliche, Uebergang von Rot zu Gelbgrün wesentlich ausgiebigere Erhellungsbewegung zur Folge.

Diese Versuche am Spektrum ergänzte ich wieder durch solche mit farbigen Glaslichtern. Im allgemeinen machte das Daphnienauge bei Uebergang von Blau zu Rot ausgiebige Verdunklungsbewegungen, bei Uebergang von Rot zu Blau ausgiebige Erhellungsbewegungen. Wurde aber das Blau sehr lichtschwach, das Rot sehr lichtstark gemacht, so erfolgte bei Uebergang von Blau zu Rot Erhellungsbewegung, bei Uebergang von Rot zu Blau Verdunklungsbewegung.

Meine Beobachtungen lehren die interessante Tatsache, daß für die fraglichen Augenbewegungen der Daphnien die Helligkeiten, in welchen die farbigen Lichter gesehen werden, von ausschlaggebender Bedeutung sind. Bei allen meinen Versuchen zeigten die Augenbewegungen der Daphnien in den hier wesentlichen Punkten eine solche Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes, wie es der Fall sein muß, wenn die relativen Helligkeiten der verschiedenen farbigen Lichter für das Daphnienauge ähnliche oder die gleichen sind, wie für das total farbenblinde Menschenauge.

Es ist wohl wahrscheinlich, daß bei den Daphnien die Augenbewegungen die Stellung bestimmen, die der ganze Körper zum Lichte einnimmt. Meine oben angeführten Beobachtungen an *Atylus* und *Podopsis* zeigen, daß diese Stellung des Körpers bei Krebsen nicht etwa nur durch Vermittlung von Augenbewegungen zustande kommt.

Von weiteren Befunden, die ich an einigen anderen Süßwasserkrebsen erheben konnte, seien hier nur folgende erwähnt: Nicht selten befanden sich in meinen Bassins außer den Daphnien kleine *Chydorus sphaericus*, die mit bloßem Auge als winzige, lebhaft bewegliche Pünktchen sichtbar sind. Sie eilen, anders als die Daphnien, bei den von mir benützten Lichtstärken auch nach mehrstündiger Dunkeladaptation lebhaft zum Lichte. Fiel in das längere Zeit dunkel gehaltene Bassin, in dem sich *Chydorus* und Daphnien gleichmäßig verteilt fanden, Licht von oben, so eilten erstere rasch in großen Scharen nach oben, während die Daphnien langsam zu Boden sanken, so daß nach kurzer Zeit beide Arten mehr oder weniger vollständig voneinander getrennt waren. Weiter fanden sich in solchen Bassins gelegentlich auch etwas größere Muschelkrebse (*Cypridopsis?*). Sie eilen unter ge-

wöhnlichen Verhältnissen meist dicht über dem Boden ihres Behälters hin und her; wird eine Stelle desselben stärker von oben her belichtet, so sammeln sie sich hier bald in großer Zahl, bleiben dabei aber vorwiegend in der Nähe des Bodens. Warf ich ein Spektrum mittels schräg gestellten Spiegels von oben in das Bassin, so eilten die Krebschen sofort aus dem Rot und Blau bezw. Violett dem Gelb und Grün zu und schwammen diesem nach, wenn das Spektrum verschoben wurde, blieben aber auch dabei stets nahe dem Boden des Gefäßes.

Weiter habe ich verschiedene Arten von Wassermilben (*Arrhenurus*, *Atax ypsilophorus* u. a.) zum ersten Male auf ihre Lichtreaktionen untersucht. Alle hatten ausgesprochene Neigung, zum Hellen zu schwimmen und zeigten im Spektrum sowie bei Untersuchung mit farbigen Glaslichtern in jeder Hinsicht ähnliches oder gleiches Verhalten wie die von mir untersuchten lichtliebenden Krebse. —

Die erste Mitteilung darüber, daß die Daphnien auf eine Lichtquelle zuschwimmen, machte Trembley (1744). Die erste Untersuchung mit spektralen Lichtern nahm P. Bert (1869) vor, doch sind seine Angaben in allen hier wesentlichen Punkten unrichtig: es sollte nach ihm das Gelb, das Rot und das Grün die Daphnien viel rascher anziehen als das Blau, die große Mehrzahl der Tiere sammle sich vom Orange bis zum Grün, hinsichtlich der Helligkeit stünden für die Daphnien ebenso wie für uns die gelben Strahlen an der Spitze. J. Loeb (1911) zitiert Berts Angaben gerade im wichtigsten Punkte unrichtig, indem er schreibt, daß nach Bert die Daphnien sich „hauptsächlich im Grün und Gelb“ sammelten. Weiter macht Loeb die unrichtige Angabe, ich hätte ähnliche Versuche wie Bert mit ähnlichen Resultaten wiederholt; tatsächlich sind meine Ergebnisse von den Bertschen fundamental verschieden, und es war eine meiner Hauptaufgaben, die Fehler Berts nachzuweisen und die tiefgreifenden Unterschiede zwischen der Helligkeitswahrnehmung der Daphnien und jener des normalen Menschen darzutun. Bert meinte, daß alle Tiere die spektralen Lichter sehen, die wir sehen, und daß „innerhalb des sichtbaren Spektralbereiches die Verschiedenheiten zwischen den Helligkeiten (pouvoirs éclairants) der verschiedenen farbigen Strahlungen für die Tiere die gleichen sind, wie für uns“; meine Untersuchungen brachten demgegenüber den Nachweis, daß die Helligkeitsverteilung im Spektrum für die Daphnien von jener für uns fundamental, und zwar ebenso verschieden ist, wie die Helligkeitsverteilung für einen total farbenblinden von jener für einen normalen Menschen.

Loeb schreibt, er habe Berts und meine Versuche an Daphnien „mit demselben Erfolg wiederholt“. Das vorstehende zeigt, daß Loeb die ganzen einschlägigen Versuchsreihen an Daphnien ausgeführt hat, ohne deren wesentlichste Aufgabe zu erkennen und ohne die fundamentalen Unterschiede zwischen Berts und meinen Ergebnissen gewahr zu werden. Versuche, die, wie diese Loebschen, gleichzeitig zwei einander ausschließende Befunde bestätigen, können bei Erörterung der uns hier beschäftigenden Fragen nicht wohl in Betracht gezogen werden.

Bert zog aus seinen fehlerhaften Beobachtungen an Daphnien den irrigen Schluß, daß überhaupt sämtliche Tiere „dieselben Strahlen und zwar mit der gleichen relativen Intensität sehen“. Demgegenüber zeigte ich durch systematische Versuche an zahlreichen Wirbellosen und Wirbeltieren, daß von letzteren nur die bisher von mir untersuchten Amphibien, Reptilien, Vögel und Säuger sich so verhalten, wie es der Fall

sein muß, wenn ihre Sehqualitäten mit jenen des normalen Menschen übereinstimmen, während sämtliche bisher untersuchten Fische und Wirbellosen ein von jenem grundverschiedenes, und zwar solches Verhalten zeigten, wie es der Fall sein muß, wenn ihre Sehqualitäten ähnliche oder die gleichen sind, wie die eines total farbenblinden Menschen.

Merejkowsky (1881), der an *Dias longiremis* und an *Balanus*-Larven experimentierte, kam zu dem Schlusse, daß das, was auf die Kruster wirke, nicht die Qualität, sondern ausschließlich die Quantität des Lichtes sei; „mit anderen Worten, die niederen Kruster besitzen die Perzeption jeder Lichtwelle und aller, selbst sehr kleiner Intensitätsunterschiede derselben, aber sie sind nicht imstande, die Natur der verschiedenen Wellenlängen zu unterscheiden; sie unterscheiden sehr gut die Intensität der Aetherschwingungen, ihre Amplitude, aber nicht ihre Zahl. Es ist also in der Art der Lichtwahrnehmung ein großer Unterschied zwischen den niederen Krustern und den Menschen, ja selbst zwischen ihnen und den Ameisen. Während wir die verschiedenen Farben und ihre verschiedenen Intensitäten sehen, sehen die niederen Kruster nur eine Farbe in den verschiedenen Variationen ihrer Intensität. Wir nehmen die Farben als Farben, sie nehmen sie nur als Licht war“.

Dagegen kam Lubbock (1881) zu folgendem Ergebnisse: „Meine Versuche scheinen zu beweisen, daß es für die Daphnien, wenn sie auch im allgemeinen die Helligkeit der Dunkelheit vorziehen, doch ein gewisses Maximum der Erleuchtung gibt, über welches hinaus das Licht unangenehm hell für sie wird, und daß sie zwischen Licht von verschiedener Wellenlänge zu unterscheiden vermögen. Nach meiner Meinung ist der Nachweis, daß sie wirklich Farben empfinden, allerdings unmöglich, aber annehmen wollen, daß die Strahlen von verschiedener Wellenlänge auf ihre Augen einen von Farben verschiedenen Eindruck machen, heißt eine von Grund auf neue Hypothese aufstellen. Auf alle Fälle glaube ich dargetan zu haben, daß diese Krebschen zwischen Strahlen von verschiedenen Wellenlängen unterscheiden und diejenigen vorziehen, welchen unseren Augen als Gelb und Grün erscheinen.“ An anderer Stelle sagt er im Anschlusse an letztere Angabe: „Ob es ihnen auch wirklich so erscheint, wie uns, das ist freilich eine andere und schwierig zu beantwortende Frage, die außerdem zurzeit noch nicht einmal für die höheren Tiere gelöst worden; auch beanspruche ich natürlich für die Flohkrebse keinen ästhetischen Sinn für das Schöne. Man darf aber nicht vergessen, daß sie sich von kleinen Algen und anderen kleinen pflanzlichen Organismen ernähren, deren hauptsächliche Färbung gelb, gelbgrün und grün ist. Von vornherein liegt daher in ihrer Vorliebe für diese Farben gar nichts Unwahrscheinliches, im Gegenteil.“

J. Loeb hatte früher (1890) für Daphnien, wie für alle anderen von ihm untersuchten Wirbellosen irrigerweise angenommen, daß die stärker brechbaren Strahlen des Spektrums ausschließlich oder doch stärker wirksam sein sollten, als die schwächer brechbaren. Nachdem er meine Versuche wiederholt und bestätigt hatte, schloß er sich meiner Darstellung über die Verteilung der Daphnien im Spektrum an. Seine Angabe, die Daphnien seien „zu groß für exakte Bestimmungen über den relativen heliotropischen Effekt der verschiedenen Teile des Spektrums“, ist nicht zutreffend, sofern man, wie ich es tat, Spektren von 20—30 cm Breite benützt. Aus seiner Angabe geht hervor, daß er mit viel zu schmalen Spektren arbeitete.

YERKES fand (1899) *Simocephalus vetulus* positiv heliotropisch, er ziehe im Gasspektrum Orange und Gelb vor. *Cyclops parcus* fand er nicht „photopathisch.“

Aus der hier gegebenen Zusammenstellung geht hervor, daß man vor meinen Untersuchungen sämtlichen verschiedenen Lichtern des Spektrums vom Orange bis zu den kurzwelligen Strahlen die wesentliche Wirkung auf die in Rede stehenden Krebse zugeschrieben hat. —

Bisher fand ich unter den Krebsen erst eine Art, die unter normalen Verhältnissen stets das für sie Dunkle aufsucht und deren große Empfindlichkeit gegen geringe Lichtstärkenunterschiede sie für messende Beobachtungen genügend geeignet macht. Es ist *Artemia salina* (Branchiopode), auf deren Lichtempfindlichkeit mich Herr Kollege CORI aufmerksam machte. Gegen sehr geringe absolute Lichtstärken sind die dunkeladaptierten Tiere so empfindlich, daß sie z. B. in einem großen Dunkelzimmer mit mattschwarzen Wänden, wenn in 7 m Entfernung ein Zündholz entflammt wird, alle rasch von der Lichtquelle wegfliehen.

Die Neigung der Artemien, ins Dunkle zu schwimmen, machte die Ausarbeitung besonderer Beobachtungsmethoden erforderlich, die voraussichtlich auch zur Untersuchung anderer lichtscheuer Tiere (z. B. Ameisen, Fliegenlarven u. a. m.) geeignet sein dürften; ich habe dieselben an anderer Stelle (1911) eingehend beschrieben. Zu messenden Untersuchungen erscheint insbesondere mein Verfahren der kompensatorischen Belichtung mit kontinuierlich variablen Reizlichtern geeignet: die Tiere werden von einer Seite den einzelnen spektralen, von der anderen einem abstufbaren Mischlichte in geeigneter Weise ausgesetzt; unter der Wirkung dieses letzteren fliehen sie verschieden bald in die verschiedenen Lichter des Spektrums zurück, bei allmählich zunehmender Lichtstärke des Mischlichtes zuerst ins Rot, dann ins Gelb und Blau, zuletzt ins Gelbgrün bis Grün des Spektrums usf.

Eine Angabe von STEUER (1911), wonach Artemien durch Säuren, insbesondere CO_2 „positiv phototaktisch“ gemacht werden, konnte ich bestätigen; goß ich etwas CO_2-haltiges Wasser in den Behälter, so sammelten sich die bis dahin lichtscheuen Tiere bald an der Lichtseite; wurden sie in einen Behälter mit gewöhnlichem Wasser zurückgebracht, so waren sie nach wenigen Minuten wieder lichtscheu.

Ich wies schon bei Besprechung des Lichtsinnes der Fische darauf hin, daß der Laie nicht selten Beweise für Vorhandensein von Farbensinn in Tatsachen erblickt, die für den mit der Farbenlehre Vertrauten die Uebereinstimmung der Sehqualitäten der untersuchten Tiere mit jenen des total farbenblinden Menschen wahrscheinlich machen und keinesfalls als Beweis für Farbensinn gelten können. In dieser Hinsicht sind die Angaben von MINKIEWICZ (1907—09) über den Einsiedlerkrebs (*Pagurus*) von Interesse. Er fand denselben „positiv phototropisch“, bei Wahl zwischen grünen und blauen Flächen ging er zu den grünen, bei Wahl zwischen Rot und Blau oder Grün suchte er Blau oder Grün auf. Nach meiner Auffassung war solches vorauszusagen, sofern auch bei *Pagurus* die Sehqualitäten die gleichen sind, wie bei den von mir untersuchten Krebsen und beim total farbenblinden Menschen. MINKIEWICZ schloß aus seinen Befunden zu Unrecht auf Farbensinn bei *Pagurus*, und zwar auf eine ganz eigenartige Wirkung der grünen Strahlen, „Chlorotropismus“.

Hielt er die Tiere längere Zeit in nicht gewechseltem Seewasser, so änderten sie („indem sie nach und nach einer Vergiftung durch ihre eigenen Exkremente und Asphyxie oder auch nur einem der beiden Faktoren erliegen") „ihren Chlorotropismus in Erythrotropismus und wenden sich der roten Hälfte des Gefäßes zu. Noch sonderbarer ist es, daß die Krebse bei grünem und violettem (oder blauem) Boden die letztere Farbe wählen, wiewohl sie jetzt das Tageslicht fliehen. An die Grenzlinie von Rot und Blau gesetzt, begeben sich die intoxizierten Paguriden auf die rote Farbfläche". Auch hier konnte dieses Verhalten des negativ phototropisch gewordenen Krebses gegenüber den farbigen Lichtern, das Minkiewicz als sonderbar bezeichnet, nach meinen Befunden bestimmt vorausgesagt werden; denn allen bisher untersuchten Krebsen erscheint, ebenso wie dem total farbenblinden Menschen, das Blau und Violett des Spektrums dunkler als das Grün.

Ueberlegungen ähnlicher Art gelten für die Versuche, aus welchen Minkiewicz auf Farbensinn bei jenen merkwürdigen Krebsarten schloß, die die Gewohnheit haben, sich mit kleinen beweglichen Gegenständen ihrer Umgebung, wie Pflanzenteilen etc., zu maskieren (*Maja*, *Pisa*, *Stenorhynchus*, *Inachus* u. a.). Er stellte farbige Aquarien her, indem er an die Außenseiten der Glasbehälter gefärbte Kartons legte, während die Bassins von oben diffus belichtet waren. In ein grünes Aquarium dieser Art brachte er rote und grüne Seidenpapiere; die darin befindlichen Tiere bekleideten sich nur mit den grünen Stücken, in einem weißen nur mit den weißen usw. In ein Aquarium, von dem er die eine Hälfte gelb, die andere violett gefärbt hatte, brachte er aus einem gelben „Vorbereitungsaquarium" gelb maskierte, und aus einem ebensolchen violetten violett maskierte Krebse; die gelb maskierten Krabben gingen in die gelbe Hälfte, die violetten in die violette. Nur in einem schwarzen Aquarium, das von oben mit zerstreutem Tageslichte bestrahlt war, nahmen die *Maja* alle farbigen und die weißen Schnitzel und ließen die schwarzen Stücke unberührt, nach Minkiewicz, weil sie hier „ohne jede chromotropische Stimmung sind"; daher werde hier „jede Farbe chromotropisch effektiv sein". Aehnlich sah später Doflein (1910) grüne Exemplare von *Leander xiphias* den grünen Untergrund, gelbe den gelben aufsuchen, ebenso gingen nach Keeble und Gamble *Hippolyte* in Behältern mit verschiedenfarbigen Wasserpflanzen stets zu jenen, die ihrer eigenen Farbe entsprachen.

In welcher Weise Beobachtungen mit diesen Krebsen angestellt werden müßten, um Antwort auf die Frage nach einem etwaigen Farbensinne bei ihnen zu erhalten, ist aus meinen Untersuchungen leicht zu entnehmen: In erster Linie wäre festzustellen, ob die sich maskierenden Krebse zwischen farbigen und farblosen Schnitzeln von gleichem farblosen Helligkeitswerte zu unterscheiden vermögen, bei Einteilung des Aquariums in verschieden gefärbte Partien wären solche farbige Lichter zu wählen, die für den total farbenblinden Menschen gleichen Helligkeitswert haben usw.

Uebrigens ist zu bemerken, daß bei Wiederholung der Minkiewiczschen Versuche mit *Libinia* Pearse (1909, zitiert nach Mast, 1911) keine Uebereinstimmung der Maskierungsfarbe mit jener der Umgebung fand. Mast, der diese Versuche selbst mitanstellte, sah gleichfalls nichts von Farbenauswahl und gibt an, daß Bateson (1887) ähnliches bei *Stenorhynchus* gefunden habe. Auch in neueren Versuchen konnte Mast (1911) die Angaben von Minkiewicz nicht bestätigen.

Demoll (1909) beobachtete bei *Squilla mantis* eine „Lichtschutzreaktion" der Augen auf einfallendes Licht; die Augenlängsachse wird so gestellt, „daß die Seitenwände der Augen möglichst vor senkrecht einfallenden Strahlen geschützt werden". Bei Einwirkung verschiedenfarbiger Glaslichter zeigten die Tiere je nach Intensität und Farbe des einfallenden Lichtes eine geringere oder ausgesprochenere Horizontalstellung der Augen. „Die Wirkung des kurzwelligen (blauen) Lichtes ist noch stärker als die des langwelligen (roten) von der siebenfachen Intensität." Da keine genaueren Angaben über die Art der benutzten farbigen Gläser gemacht werden, lassen sich hier Demolls Befunde zu den unserigen an anderen Krebsarten nicht wohl in Beziehung bringen. Es ist nach meinen Untersuchungen leicht ersichtlich, in welcher Weise solche Versuche anzustellen wären, um mit den meinigen verglichen werden zu können. Die offenbar sehr geringe Wirkung des benutzten roten Lichtes macht es wohl wahrscheinlich, daß auch für *Squilla* der Helligkeitswert des Rot ein ähnlich geringer sein dürfte, wie für die von mir untersuchten Krebse. (Demoll schließt aus seinen Versuchen auf Farbensinn bei Krebsen: „denn die Schmuckfarben, die bei vielen Arten die Männchen und auch die Weibchen zur Paarungszeit zeigen, müssen wir wohl, wie Weismann gezeigt hat, als durch geschlechtliche Zuchtwahl entstandene sekundäre Geschlechtscharaktere auffassen".)

Graber (1885) gab für *Gammarus locusta* an, er sei gleichgültig gegen Helligkeit, ziehe aber hellem Rot ein dunkles Grün und Blau vor. *Idothea tricuspidata* sei hochgradig „leukophil" und habe „lebhafte Blausympathie contra Rot". Driesch (1890) fand bei ähnlicher Versuchsanordnung *Carcinus maenas* bei Hell-Dunkelwahl dunkelhold, bei Rot-Blauwahl rothold, bei einseitiger Rot- oder Blaubelichtung photophob. Es bedarf keiner Wiederholung, daß auch alle diese Angaben für die Frage nach einem Farbensinne bei Krebsen nicht verwertet werden können. —

Wir kommen zu den interessanten Beobachtungen über die Fähigkeit gewisser Krebsarten, die Farbe ihres Körpers bis zu einem gewissen Grade der Färbung des sie umgebenden Mediums anzupassen.

Die ersten Untersuchungen über Farbänderungen bei Krustern verdanken wir Pouchet (1872), der hauptsächlich an *Palaemon serratus* und *Crangon vulgaris*, gelegentlich auch an *Hippolyte* arbeitete. Er wies insbesondere schon die Abhängigkeit der Farbänderungen von den Augen nach und fand geblendete Tiere dauernd dunkel gefärbt, bis die Augen sich regeneriert hatten. Ein weiteres Verdienst von Pouchet ist es, den ausschlaggebenden Einfluß der Helligkeit des Grundes, auf dem die Tiere sich befinden, gegenüber dem der direkten Bestrahlung nachgewiesen zu haben.

Von den sorgfältigen Untersuchungen von Keeble und Gamble (1904) sei hier folgendes wiedergegeben:

Manche Krebsarten erfahren eine den Tag- und Nachtzeiten entsprechende periodische Aenderung ihres Pigmentes: Zoëa von *Palaemon squilla*, die dauernd dunkel gehalten wurden, zeigten gegen Abend komplette Kontraktion, gegen Morgen erneute Ausdehnung ihrer Chromatophoren. Im Dunkeln kontrahieren sich die Chromatophoren bei *Hippolyte*, *Macromysis* und *Palaemon* vollständig, zum Teile schon in 10 Minuten und weniger, zum Teile erst in 1—2

Stunden. Bei *Hippolyte* tritt gleichzeitig ein diffuser blauer Farbstoff auf. Auf weißem Grunde wird das Pigment gleichfalls vollständig zusammengezogen, die Kontraktion erfolgt hier oft in weniger als einer Minute. Auf schwarzem Grunde von oben belichtet werden die Tiere rasch durch Ausdehnung der Chromatophoren dunkel, *Macromysis nigra* fast schwarz, *Palaemon* gesprenkelt gelb, orange oder braun; die fraglichen Färbungsphasen dauern, solange die Belichtungsbedingungen die gleichen bleiben; das Verhalten auf weißem bzw. schwarzem Grunde ist unabhängig von der Intensität der benützten Lichtquelle.

Nach Entfernung der Augen wird *Hippolyte* durch Pigmentzusammenziehung durchsichtig wie bei Nacht. Isolierte Hautstücke von *Macromysis* und *Palaemon* zeigen bei Belichtung Ausdehnung der Chromatophoren; diese sind also auch direkt für Licht erregbar, und hier ist die Aenderung der Lichtintensität von Bedeutung, der Farbwechsel vorübergehend; gewöhnlich aber wird diese direkte Lichtwirkung übertönt von der entgegengesetzt wirkenden, durch die Augen vermittelten. Weiter zeigten Keeble und Gamble, daß die Körperfärbung in gleicher Weise wie bei gewöhnlicher Belichtung auch dann erfolgt, wenn das Licht von unten kommt und die obere Körperhälfte belichtet bzw. verdunkelt wird.

Die Autoren weisen auf Versuche von Poulton (1887, vgl. 1890) hin, der für gewisse Lepidopterenlarven (*Gastropacha*, *Odontoptera*, *Amphidasis*) angibt, daß weißer Grund die Bildung von Pigment in den Larven hindere, schwarzer dagegen sie fördere, und zwar gleichfalls unabhängig von Lichtstärke und Färbung des benützten Lichtes.

Die Fähigkeit der Farbänderung ist nicht in allen Lebensperioden die gleiche: Keeble und Gamble fanden ausgewachsene *Hippolyte varians* nur in geringem Maße fähig, auf Aenderung der umgebenden Farben mit Farbenänderung zu antworten, und nur ein Teil der Tiere zeigte solche Aenderungen; es erforderte eine Woche oder mehr Zeit, um eine grüne in eine braune *Hippolyte* zu verwandeln. Tiere von mittlerer Größe zeigten die Fähigkeit der Farbenänderung deutlicher ausgesprochen; die Hälfte blieb unverändert, ein Drittel der Tiere verwandelte sich in etwa 8 Tagen von rot in grün, die übrigen blieben in einem Zwischenstadium, gelb, gelbgrün, stumpfgrün. Junge, durchsichtige und fast farblose Tiere waren für rotbraune Unterlagen zum Teile schon nach einem Tage sympathisch gefärbt, 11 von 17 Exemplaren nach 2 Tagen. Aehnlich wurden auf grüner Unterlage anfangs durchsichtige Tiere in einem Tage grün. Von 6 solchen grün gewordenen Tieren, die auf braune Unterlagen gebracht wurden, waren nach 3 Tagen 3 braun geworden.

Minkiewicz (1906) ist der Meinung, daß bei *Hippolyte varians* jede der chromatischen Variationen dieser Tierart „einen eigenartigen Chromotropismus aufweist, indem sich das Tier stets dem Milieu zuwendet, dessen Farbe es selbst am Körper trägt". Die Fähigkeit der Färbung zeigen auch nach ihm vor allem junge, frisch aus der Larve umgewandelte, aber auch ältere Tiere, doch dauere es bei diesen im Versuchsaquarium oft ca. eine Woche lang. Durch Zucht in Glasbehältern mit farbigen Papierböden oder Deckeln konnte Minkiewicz auch bei größeren Exemplaren solche Färbungen herbeiführen.

„Wird eine *Hippolyte* auf irgendwelche Art in ein andersfarbiges dissonierendes Milieu gebracht, z. B. eine grüne auf roten Untergrund, so ändert sich nach einiger Zeit die Farbe in ein dem Milieu entsprechendes Rot, und demgemäß ändert sich auch ihr Chromotropismus, in unserem Falle Chlorotropismus in Erythrotropismus." Daß auch solche Versuche keinen Schluß auf einen Farbensinn der betreffenden Tiere gestatten, bedarf keiner neuen Erörterung.

Jourdain (1878) fand *Nika edulis* im Tages- oder Sonnenlicht durchsichtig, ganz leicht bräunlich, im Dunkeln wurde sie nach kürzerer oder längerer Zeit rot; sie ist also des Nachts anders gefärbt als am Tage. Bei 0° liegt das Tier auf der Seite, ist nicht mehr durchsichtig und mit mattweißen Flecken bedeckt. Nach Entfernung der Augen wird es rot, nahe bei 0° entfärbt es sich aber wieder, die Färbung kehrt bei Erwärmen zurück. (Die Tiere verhielten sich nicht alle gleich.) Wenn eine geblendete, rot gewordene *Nika* längere Zeit sehr hellem Lichte ausgesetzt war, so verlor das Rot an Intensität. Jourdain schließt aus seinen Versuchen, daß das Licht seine Wirkung hauptsächlich, aber nicht ausschließlich durch Vermittlung des Sehorgans ausübe.

Eingehendere Untersuchungen über Helligkeitswechsel bei Krebsen wurden insbesondere an *Idothea tricuspidata* angestellt, die ersten einschlägigen Angaben verdanken wir Paul Mayer (1879). Er fand in ein weißes Gefäß gebrachte Tiere schon nach einer halben Stunde viel heller, sie hoben sich schließlich nur noch wenig von dem weißen Grunde ab, während sie in einem dunklen Gefäße braunschwarz wurden; bei Vertauschen der Gefäße kehrte sich in kurzer Zeit die Färbung um. Nach Zerstören beider Augen behielten sie die Farbe, die sie vermöge ihrer Umgebung schon angenommen hatten, sofern die Augen radikal entfernt waren; nach Entfernung nur eines Auges war der Erfolg unsicher.

Weiter stellte Matzdorff (1882) eingehende und sehr sorgfältige Untersuchungen an *Idothea* an. Das für uns Wesentliche von seinen Befunden ist folgendes: „War nur ein Auge geblendet, so trat keine Aenderung in der Art oder im Umfange der Umfärbung ein; war dagegen das Tier völlig geblendet, so blieb die Umfärbung stets aus“. Die völlig geblendeten verhielten sich im übrigen nach kurzer Zeit, höchstens einigen Stunden, stets wie völlig intakte. Künstliche Verdunklung wirkte ebenso wie ein schwarzes Gefäß; während die Tiere durch das Schwinden des Tageslichtes nicht zu der chromatischen Funktion veranlaßt wurden, dilatierten sich sofort ihre Chromatophoren, wenn das Gefäß, in dem sie sich befanden, künstlich verdunkelt wurde. Dasselbe hat Pouchet (1876) bei Decapoden beobachtet. Die Tiere sollen „bei Nacht stets die Färbung behalten, die sie am Tage zuvor besaßen“. Matzdorff zeigte ferner, daß das Licht die Chromatophoren bei *Idothea* nicht direkt beeinflußt, sondern nur durch Vermittlung der Augen.

Nach Bauer (1905) sollen die Chromatophoren sich mit Eintritt der Dunkelheit ganz zusammenziehen und punktförmig werden, um sich mit Sonnenaufgang wieder auszudehnen. Dagegen wirke künstliche Verdunklung bei Tage wesentlich anders, indem die Tiere bei vollkommenem Lichtabschluß, ebenso wie bei Lackieren der Augen, „mittelgrau“ werden sollen; sie ändern jetzt ihre Farbe nicht mehr, wenn sie auf schwarzen oder weißen Grund gebracht werden.

Mittelgraue Tiere wurden in einen innen geschwärzten Kasten gebracht, der unten und oben eine Glühbirne hatte; zündete man nur die untere oder die obere Birne an, so wurden bis dahin mittelgraue Tiere ganz schwarz, ebenso außerhalb des Kastens solche Tiere, deren dorsaler oder ventraler Augenteil lackiert worden war, bei Belichtung von unten bzw. oben. (Es sind dies also im wesentlichen die gleichen Versuche, die früher Keeble und Gamble bei *Hippolyte* angestellt hatten, s. o.) Weiter gibt Bauer an, einseitiger Lichtabschluß erzeuge

„Schwarz“, vollkommener Lichtabschluß erzeuge „Mittelgrau“. Er glaubt „hiermit das Vorkommen simultanen Helligkeitskontrastes für die untersuchten Tiere sichergestellt zu haben“. Demgegenüber hat schon Demoll (1909) mit Recht darauf hingewiesen, daß die Annahme eines simultanen Kontrastes nach Bauers Versuchen „zum mindesten nicht begründet“ scheint.

Döderlein (vgl. Doflein) fand einen Krebs, der zwischen den schwarz-weiß geringelten Stacheln eines Seeigels lebt, am Körper und an den Beinen mit gleichen Streifungen versehen. Für ausgewachsene *Leander xiphias* konnte Doflein (1910) auf verschieden gefärbtem Grunde keine entsprechende Farbänderung sehen, wohl aber sah er eine gewisse Form periodischen Farbwechsels, indem die Tiere gegen Abend glasartig durchsichtig wurden. Das gleiche Verhalten zeigten sie in starkem Lichte. Nach 3—4 Wochen Dunkelaufenthalt waren vorher schön grüne Tiere im allgemeinen rot gefärbt (die Tiefseeformen der Decapoden sind vorwiegend rot oder fahlweiß); geblendete Tiere wurden braungelb infolge von Schwinden des blauen Farbstoffes; in der Kälte waren sie nach 2—3 Tagen „knallblau“ geworden.

Im folgenden gebe ich einen Ueberblick über einige weitere, die Lichtreaktionen bei Krebsen betreffende Angaben:

Für *Simocephalus* gab Yerkes (1900) an, diffuses Tageslicht rufe stärkere positive Reaktion hervor, als direktes Sonnenlicht; *Daphnia* zeige bei Zunahme der Lichtintensität lebhafte Bewegungen (nach meinen Beobachtungen [s. o.] gilt dies nur für helladaptierte Tiere, während dunkeladaptierte sich im allgemeinen entgegengesetzt verhalten). „Kontakt mit den Wänden einer Pipette scheint die negativen Tiere positiv zu machen. Dies ist zweifellos richtig für *Cypris*, fraglich für *Daphnia*.“ Die heliotropische Reaktion fand er von der Temperatur unabhängig. „Die richtende Wirkung des Lichtes ist für diese Formen so stark, daß es sie in schädliche Säurelösung führt.“

Nach Holmes (1901) sind alle aquatilen Arten von Amphipoden negativ phototaktisch, dagegen die 3 von ihm untersuchten terrestrischen Formen positiv, um so ausgesprochener, je weniger die Art für gewöhnlich dem Lichte ausgesetzt ist. *Orchestia agilis* wird, wenn sie dunkel gehalten worden war, vorübergehend negativ phototaktisch; je heller das Licht ist, dem sie dann ausgesetzt wird, desto rascher wird sie wieder positiv, um so rascher, je höher die Temperatur ist, und sie bleibt so im stärksten Lichte. Setzt man solche Tiere weniger hellem Lichte aus, so werden sie vorübergehend negativ. In Wasser gebracht, werden sie rasch negativ, und zwar im Seewasser dauernd, im Süßwasser dagegen sind sie einige Zeit vor dem Tode wieder positiv.

Wird ein Auge von Landamphipoden geschwärzt, so veranlaßt dies, ebenso wie bei einigen positiv phototaktischen Insekten, Kreisbewegungen des Tieres, bei welchen das ungeschwärzte Auge nach dem Kreismittelpunkte gerichtet ist, bei negativ phototaktischen Amphipoden hat Schwärzen eines Auges entgegengesetzt gerichtete Kreisbewegungen zur Folge.

Bei *Talorchestia* und einigen Insekten hat halbseitige Hirndurchschneidung Aufhören der positiven Phototaxis zur Folge.

Keeble und Gamble zeigten (1904), daß bei *Macromysis flexuosa* die Art des Phototropismus vom Grunde abhängt, auf dem das Tier sich befindet: Auf weißem Grunde schwimmt es von der Lichtquelle weg, auf schwarzem dagegen auf sie zu, auch dann, wenn die Lichtstärke stark herabgesetzt wird. Aehnlich wie weißes wirkte das von den Autoren benutzte monochromatische Licht. *M. inermis* (ähnlich

auch *Hippolyte varians*) verweilt auf dunklem Grunde in horizontaler oder leicht schräger Stellung, auf weißem stellt sie sich vertikal auf und bleibt so stundenlang, ohne sich zu bewegen.

Die Richtung der durch das Licht ausgelösten Bewegung ist für die Zoëa von *Hippolyte* die gleiche, wie für die erwachsenen Tiere; bei *Palaemon* dagegen ist die Zoëa positiv, das erwachsene Tier negativ phototropisch. *Hippolyte* sucht weißen Grund, *Macromysis* und *Palaemon* dagegen schwarzen auf. Versuche mit gefärbten Lichtern führten nicht zu eindeutigen Ergebnissen.

Smith (1905) fand *Gammarus annulatus*, wenn er die Tiere aus dem Dunkeln in ein konstantes Licht von 30—110 Meterkerzen brachte, in den ersten 10 Minuten indifferent (schwach positiv oder negativ phototropisch); danach entwickelte sich rasch ein starker positiver Phototropismus, der in ungefähr einer Stunde sein Maximum erreichte. Das Retinalpigment, das im Dunkelauge an den distalen und proximalen Enden der Netzhautzellen angehäuft ist und die Rhabdome der reflektierenden Wirkung des akzessorischen Pigmentes aussetzt, scheidet die nervösen Elemente im Lichtauge völlig ein, so daß das akzessorische Pigment nicht mehr als Reflektor wirken kann. Der Uebergang von der Dunkel- zur Hellstellung erfolgt in den ersten 15 Minuten der Belichtung rasch, danach langsamer, bis er in etwa einer Stunde vollständig ist.

Ueber Umkehr des Phototropismus bei *Labidocera* (Amphipode) finden wir Angaben bei Parker (1902). Hadley (1908) fand Hummerlarven 2 Tage nach dem Ausschlüpfen auf Licht positiv reagierend, danach wurden sie negativ, blieben so bis kurz vor der Häutung, wurden dann aber wieder positiv. Nach Loeb sind die Larven von *Limulus* nach dem Ausschlüpfen zuerst positiv, werden aber später negativ heliotropisch.

An großen, mit Algen gefüllten Glasgefäßen, welche ich einen Tag in die Nähe des Fensters gestellt hatte, beobachtete ich, daß zwischen den Algen vorhandene Flohkrebse (*Gammarus pulex*) sich in großen Mengen auf der Lichtseite sammelten; genauere Untersuchungen konnte ich nicht vornehmen.

Minkiewicz (1907) fand die frisch ausgeschlüpften Larven von *Maja squinado* „ausgesprochen positiv phototropisch und heliotropisch“; sie gingen stets gegen das Violett, wenn dieses fehlte, nach dem Blau usw.

Doflein (1910) fand *Leander xiphias* in größeren Aquarien anscheinend nicht von Licht beeinflußt; in einem engen Gefäße bemühten sich die gegen das Dunkle gestellten Krebse, sich nach der Lichtseite umzudrehen; war ihnen dies nicht möglich, so bogen sie ihre langen Stielaugen so weit wie möglich nach hinten, so daß eine möglichst große Oberfläche derselben dem Lichte zugewandt war. Eine deutliche Reizbarkeit gegenüber Belichtung und Beschattung war nicht zu erkennen.

Die Larven von *Palaemonetes* schwimmen nach Lyon mit dem Schwanzende voran und auf dem Rücken liegend der Lichtquelle zu.

Loeb (1900) hat zuerst gezeigt, daß es durch Zusatz von Säuren (namentlich CO_2), Alkoholen und durch Temperaturerniedrigung gelingen kann, gegen Licht gleichgültige Tiere „heliotropisch“ zu machen oder einen vorhandenen Heliotropismus zu steigern, so bei Daphnien (namentlich jungen), bei Copepoden, bei *Gammarus* und auch bei einer Alge (*Volvox*). Durch Temperaturerniedrigung gelang ihm solches bei marinen Copepoden und bei *Polygordius*-Larven. Letztere konnten durch vorsichtiges Erwärmen bis zu 29° sowie durch Verminderung der Konzentration ihres Seewassers negativ heliotropisch gemacht werden.

Cypridopsis (1906) soll nach Towle durch Erschütterung positiv heliotropisch werden können, *Gammarus* wird nach Loeb durch Erschütterung plötzlich vorübergehend negativ heliotropisch. Ueber den Einfluß plötzlicher Aenderungen der Lichtstärke auf den Sinn des Heliotropismus verdanken wir Bohn (vgl. 1909) interessante Studien.

Der hier gegebene Ueberblick über die bisherigen Lichtsinnuntersuchungen an Krebsen zeigt, wie verbreitet die Lichtreaktionen bei diesen sind und in wie mannigfacher Weise sie zum Ausdrucke kommen; die Bedingungen und Ursachen mancher Eigentümlichkeiten, wie z. B. der Umkehr von Lichtliebe in Lichtscheu, sind noch nicht genügend geklärt.

Was die Frage nach einem Farbensinne bei Krebsen angeht, so macht von sämtlichen bisher von zoologischer Seite angestellten Untersuchungen keine einzige das Vorkommen eines solchen auch nur wahrscheinlich. Von den Angaben, aus welchen die Autoren auf Farbensinn schlossen, entspricht keine den Anforderungen der wissenschaftlichen Farbenlehre, manche derselben weisen darauf hin, daß die Sehqualitäten der untersuchten Krebsarten ähnliche oder die gleichen sind, wie die eines total farbenblinden Menschen. Die mit meinen Methoden untersuchten Krebse, die „lichtliebenden“ sowohl wie die „lichtscheuen“, verhielten sich sämtlich so, wie sich auch total farbenblinde Menschen verhalten würden, die, unter entsprechende Bedingungen gebracht, stets die für sie hellsten (bzw. dunkelsten) Stellen aufzusuchen sich bestrebten.

B. Insekten.

a) Raupen.

Von verschiedenen Raupenarten, die ich untersuchte, erwiesen sich bisher jene der Gespinstmotte (*Hyponomeuta variabilis*) und des Goldafters (*Porthesia chrysorrhoea*) zu Lichtsinnversuchen gut geeignet. Die etwa 1—2 cm langen Raupen von *Hyponomeuta* krochen, wenn sie genügend frisch in ein Gefäß mit planparallelen Spiegelglaswänden gebracht wurden, meist sofort vorwiegend an der der Lichtquelle zugekehrten Glaswand lebhaft bis zum Deckel in die Höhe; wurde das Gefäß umgedreht, so daß sie sich wieder unten befanden, so eilten sie alsbald von neuem nach oben; es war daher leicht, ihr Verhalten in verschiedenen farbigen Lichtern zu beobachten, während sie sich fortgesetzt nach oben bewegten.

Bringt man ein Gefäß mit ca. 30—40 Tieren so vor eine photometrische Vorrichtung, daß die eine seitliche Hälfte stark, die andere schwach von dem Lichte zweier passend aufgestellten Glühlampen bestrahlt ist, so kriecht in der helleren Hälfte die Mehrzahl der Raupen meist angenähert vertikal nach oben, während in der weniger hellen die meisten schräg, den Kopf der helleren Hälfte zugekehrt, aufwärts gehen. Nach einigen Minuten bilden ihre Körper meist eine gerade Linie, die mit der Vertikalen einen mehr oder weniger großen Winkel einschließt. Verschiebt man nun die Photometerlampen rasch so, daß die bisher für uns hellere Hälfte die dunklere, die andere die hellere wird, so wendet fast augenblicklich die Mehrzahl der Raupen in der jetzt dunkleren Hälfte den Vorderkörper suchend nach rechts und links, in den nächsten Sekunden bildet der Körper der meisten eine krumme Linie mit der Konkavität nach der helleren Hälfte, wieder einige Sekunden später bildet er von neuem eine Gerade, deren oberes Ende wieder nach der helleren Hälfte sieht.

Wird auf einem Parallelwandgefäße mit solchen Raupen ein Spektrum von passender Breite entworfen, so kriechen sofort die Tiere im Rotgelb bis Gelb wie auch jene im Grünblau, Blau und Violett schräg nach oben in der Richtung nach dem Gelbgrün zu. Im

Gelbgrün und Grün kriechen sie angenähert senkrecht nach oben. Nach einigen Minuten hat die Mehrzahl der Raupen sich im gelblichen Grün zu einem dichten Knäuel gesammelt, im Gelb sind schon weniger, im Gelbrot und Rot des Spektrums noch weniger Tiere, im Grünblau sieht man noch einige, im Blau und Violett meist nur wenige Raupen. Verschiebt man das Gefäß so, daß die eben im Gelbgrün angesammelten Raupen etwa ins Rot kommen, so wenden diese sich bald wieder dem Grün zu; das gleiche geschieht bei Verschieben des Behälters in entgegengesetzter Richtung, doch ist die Wanderung aus dem Blau und Violett nach dem Grün in der Regel weniger rasch und lebhaft als jene aus dem Rot.

Bringt man eine einzelne Raupe auf eine vertikale Glasplatte, so kriecht sie an dieser bei gleichmäßiger Belichtung mit diffusem Tageslichte oder auch im Gelbgrün des Spektrums senkrecht nach oben. Ins Rot des Spektrums gebracht biegt sie schon in den ersten Sekunden ihren Vorderkörper gegen das Gelbgrün. Verschieben der Glasplatte ins Blau hat zur Folge, daß das Tier fast augenblicklich den Vorderkörper nach der entgegengesetzten Seite wie vorher, also wieder dem Grün zu wendet; ich konnte durch derartige Verschiebungen eine Raupe im Verlaufe weniger Minuten 6—8 mal zur Aenderung ihrer Kriechrichtung veranlassen.

Wird mittels der in Fig. 6a wiedergegebenen photometrischen Vorrichtung die eine Gefäßhälfte mit rotem, die andere mit blauem G l a s l i c h t e bestrahlt, so suchen die Tiere die blaue Hälfte auch dann auf, wenn unserem helladaptierten Auge bei voller Lichtstärke das Rot deutlich heller erscheint als das Blau. Daß den Raupen die blaue Hälfte heller erscheint als die rote und sie sie deshalb, nicht etwa wegen einer allgemein stärkeren Wirkung kurzwelligen Lichtes, aufsuchen, läßt sich wieder leicht zeigen, indem man das Rot lichtstärker, nötigenfalls gleichzeitig das Blau lichtschwächer macht. Man erreicht so bald, daß die Raupen aus dem Blau nach dem Rot kriechen. Bei Untersuchung beider Lichter mit dunkeladaptiertem Auge nach gleichmäßiger Herabsetzung ihrer Lichtstärken mittels Episkotisters erscheint jetzt auch für uns von den beiden (nun farblos gesehenen) Hälften die dem Rot entsprechende heller als die andere. (Diese Versuche stellte ich mit mäßig helladaptierten Raupen an, da die Tiere, wenn sie dunkel gesetzt wurden, sich meist bald in ein dichtes Gespinst einschlossen und dann für meine Zwecke nicht mehr zu brauchen waren.)

Weitere größere Versuchsreihen nahm ich mit Raupen von *Porthesia chrysorrhoea* vor. Im Dunkeln lagen diese Tiere meist mehr oder weniger unbeweglich am Boden des Gefäßes. Bei Bestrahlung des letzteren von der Seite her mit einer beliebigen Lichtquelle begannen sie an der Glaswand emporzukriechen, und zwar regelmäßig an den stärkst belichteten Stellen zuerst und rascher als an den weniger belichteten; durch passende Abstufung der Lichtstärke erreichte ich leicht, daß sie nur an den stärkst belichteten Stellen aufwärts krochen, an den weniger belichteten aber am Boden blieben.

Im Spektrum krochen die Tiere ähnlich wie die zuerst beschriebenen aus dem Rot, Orange, Blau und Violett nach dem Gelbgrün, im Gelbgrün gingen sie angenähert senkrecht nach oben. In einem lichtschwächeren Spektrum krochen fast nur die Tiere im Gelbgrün nach oben, im Blau und Violett zeigten wenige eine schwache Neigung,

nach oben und in der Richtung nach dem Grün zu kriechen, im Rot waren jetzt oft gar keine kriechenden Tiere zu sehen. Fig. 10 (nach einer Blitzlichtaufnahme) kann eine Vorstellung wenigstens von der Anordnung der Tiere in einem bestimmten Momente geben. Viel eindringlicher kommt natürlich die Neigung, nach dem Gelbgrün zu gehen, bei Beobachtung des Kriechens der Tiere zum Ausdrucke. Sie wenden dabei ihren Körper oft suchend nach rechts und links und kriechen dann fast immer zum Gelbgrün weiter. Verhältnismäßig selten sieht man einzelne Tiere nach einer derartigen suchenden Bewegung eine kurze Strecke weit etwa aus dem Gelb nach dem Rot oder aus dem Grün nach dem Blau kriechen, fast ausnahmslos kehren solche bald wieder um und gehen in der Richtung zum Gelbgrün weiter.

Ein wesentlich gleiches Verhalten im Spektrum, wie das der eben geschilderten beiden Arten, konnte ich für *Dasychira fascelina*, *Lasiocampa potatoria* und *Phragmatobia fuliginosa* nachweisen. Ich habe bis jetzt keine Raupe gefunden, die nach dem Blau oder dem kurzwelligen Ende des Spektrums gekrochen wäre. Mehrere Raupenarten waren für meine Zwecke unbrauchbar, da ich sie nicht zum Kriechen bringen konnte; auch bei den zuletzt genannten, mit Erfolg untersuchten Arten war die Beobachtung oft mühsam und zeitraubend, weil die Tiere zum Teile erst nach längerer Zeit zu kriechen anfingen.

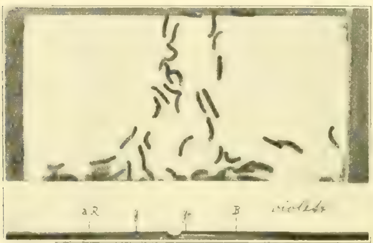


Fig. 10. Raupen von *Porthesia* im Spektrum. Die Tiere kriechen vorwiegend in der Gegend des Gelbgrün und Grün nach oben.

Bei Versuchen mit roten und blauen Glaslichtern an der mehrerwähnten photometrischen Vorrichtung begannen regelmäßig die auf dem Boden des Behälters liegenden Porthesien zuerst im Blau nach oben zu kriechen, oft waren hier schon mehrere aufwärts gekrochen, wenn im Rot noch alle unten lagen oder erst einzelne zu kriechen begannen usf.

Die Wirkung des spektralen Rot bzw. Orange konnte ich hier mit jener des Blau desselben Spektrums in folgender Weise vergleichen: Ich brachte vor die Vorderfläche des Parallelwandgefäßes mit den Raupen einen schwarzen Karton mit zwei Ausschnitten; durch den einen fiel wesentlich rotes und orangefarbiges, durch den anderen wesentlich blaues Licht. Die Raupen begannen im Blau bald nach oben zu kriechen, jene im Rot und Orange blieben zumeist am Boden. Bei einem solchen Versuche bestimmte ich die Lage der Kartonränder mittels Spektroskopes: Gelangte auf der einen Seite Licht von mehr als etwa 590 $\mu\mu$, auf der anderen solches von etwa 500—420 $\mu\mu$ in den Behälter, so waren bald im Grünblau und Blau zahlreiche Raupen nach oben gekrochen, im Rot und Orange meist keine oder nur einzelne eine kleine Strecke weit. Das gleiche war der Fall, wenn der eine Ausschnitt vom langwelligen Ende bis zu etwa 600 $\mu\mu$, der andere von etwa 475 bis zu 400 $\mu\mu$ reichte.

Aehnliche Versuche wie die geschilderten stellte ich noch mit ca. 50 Raupen von *Vanessa Io* an; auch sie verhielten sich in jeder

Beziehung so, wie die vorher beschriebenen. Hier konnte ich auch die aus den Raupen hervorgegangenen Schmetterlinge unter gleichen Bedingungen untersuchen: Im Spektrum liefen und flatterten die Vanessen aus dem Rot, Blau und Violett zur Gegend des Gelb bis Grün. Wurde die eine Hälfte ihres Parallelwandbehälters mit einem für uns hell roten, die andere mit einem für uns dunkel blauen Glase bedeckt, so war bald die große Mehrzahl der Schmetterlinge ins Blau gegangen.

Aus dem Blau ging kein Tier ins Rot; hatte ich aber alle Tiere ins Rot gebracht, so kehrte bald die Mehrzahl nach dem Blau zurück. War die eine Hälfte des Behälters mit farblosem Glase bedeckt, so eilten bald die meisten Tiere nach dieser. —

Somit verhielten sich auch alle bisher untersuchten Raupen in allen meinen Versuchen so, wie es der Fall sein muß, wenn ihre Sehqualitäten ähnliche oder die gleichen sind, wie die eines total farbenblinden Menschen. Mit der Annahme eines dem normalen menschlichen ähnlichen Farbensinnes sind die von mir gefundenen Tatsachen nicht vereinbar.

Ueber die Wirkung des Lichtes auf Raupen lagen bisher nur zwei Angaben von Graber (1884) und von J. Loeb (1888) vor.

Graber untersuchte Raupen von *Pieris crataegi, Vanessa urticae* und *Vanessa Io, Hyponomeuta malinella* und *Papilio xanthomelas* mit farbigen Glaslichtern nach seiner Zweikammermethode. Er fand sie alle „dunkelscheu“ und „blauhold“, letzteres war auch bei *Noctua coeruleocephala* der Fall (das Verhalten gegenüber Schwarz und Weiß wurde hier nicht untersucht). Im wesentlichen ähnlich verhielten sich die Falter von *Pieris,* die auch „und zwar weit stärker als die Raupen, dem Ultraviolett nachgehen“. Von den anderen Raupen sollte insbesondere *Hyponomeuta* hochgradige „Ultraviolettvorliebe“ zeigen. Nach einer (wenig wahrscheinlichen) Angabe Grabers sollen die Raupen von *Pieris*, die er „im höchsten Grade rotscheu und hellliebend“ fand, bei Wahl zwischen Weiß und Blau das Blau vorziehen.

Abgesehen von Befunden, wie der zuletzt erwähnte, stehen die tatsächlichen Angaben Grabers mit meinen Befunden in Einklang. Seine Anschauungen über „Rotscheu“, „Blauvorliebe“, „die auch in Ueberwindung des Helligkeitsgeschmackes zum Ausdruck kommt“, und über „Lieblingsfarben“ der in Rede stehenden Tiere bedürfen nach meinen Untersuchungen keiner besonderen Widerlegung mehr; es genüge der Hinweis darauf, daß ich durch passende Aenderung der Lichtstärken des roten und des blauen Lichtes auch hier jederzeit die „Rotscheu“ in „Rotvorliebe“ und gleichzeitig die „Blauvorliebe“ in „Blauscheu“ verwandeln oder aber „Gleichgültigkeit“ gegen beide Lichter herbeiführen konnte usf.

J. Loeb (1888) untersuchte Raupen von *Porthesia* wesentlich nur mit farblosen und mit bestimmten roten und blauen Glaslichtern. Seine Befunde, die in den hier wesentlichen Punkten den Angaben Grabers über die Wirkung farbiger Lichter entsprechen, bildeten für ihn den Ausgangspunkt für seine Theorie von der Art der Lichtwirkung auf die Tiere („Tropismentheorie“). Loeb meint, „daß die Richtung der Progressivbewegungen der Raupen von *Porthesia chrysorrhoea* bestimmt ist durch die Richtung der Strahlen einer Licht-

quelle und nicht durch die Unterschiede der Intensität des Lichtes an den verschiedenen Stellen im Raume. Die positiv heliotropischen Tiere sind gezwungen, den oralen Pol der Lichtquelle zuzuwenden und in der Richtung der Strahlen zur Lichtquelle zu wandern". Dies geschehe auch dann, „wenn sie dabei aus dem Hellen ins Dunkle gelangen, vorausgesetzt, daß ihr Körper der Lichtquelle zugewendet bleibt".

Bei der Wichtigkeit der einschlägigen Fragen für unsere ganze Auffassung vom Sehen der Tiere war die eingehendere Analyse dieses von Loeb besonders betonten Versuches unerläßlich. Ich habe eine solche früher (1910) durchgeführt und gezeigt, daß Loebs Angabe auf einem physikalischen Irrtum beruht. Die photometrische Feststellung der Helligkeitsverhältnisse bei dem fraglichen Versuche ergibt leicht, daß auch hier die Tiere nicht ins Dunkle, sondern zum Hellen kriechen, sich also durchaus so verhalten, wie es nach allen meinen Erfahrungen zu erwarten, ja vorauszusagen war. Sie kriechen nach dem Ende des von Loeb benutzten Reagenzglases, nicht, weil das Licht sie zwingt, ihren oralen Pol der Lichtquelle zuzuwenden, sondern weil sie stets zu dem für sie Hellen gehen und weil es unter den von Loeb gewählten Versuchsbedingungen nach dem Ende des Röhrchens zu am hellsten ist. (Loeb wiederholt auch neuerdings (1911) wieder seine frühere Darstellung, deren Irrigkeit ich eingehend dargetan hatte.)

Das Ergebnis des Loebschen Versuches kann bei der von ihm benutzten Anordnung unter anderem auch dadurch störend beeinflußt werden, daß Loeb die Tiere in Reagenzgläsern untersuchte. Sowohl an der zylindrischen Oberfläche wie an dem abgerundeten Ende solcher Gläser werden die hellen Gegenstände der Umgebung in mannigfachster Weise gespiegelt. Blickt man durch ein derartiges Reagenzglas, indem man das offene Ende dicht vor sein Auge hält, gegen eine nur mäßig helle Stelle des Zimmers, so sieht man zahlreiche, zum Teile hell glänzende breite und schmale Ringe. Da die Kriechrichtung auch bei diesen Raupen, wie geeignete Versuche zeigen, schon durch verhältnismäßig geringe Lichtstärken- bzw. Helligkeitsunterschiede beeinflußt werden kann, ist zu einwandfreier Beobachtung hier, ebenso wie bei photometrischen Messungen, sorgfältigste Vermeidung störender Spiegelungen usw. unerläßlich.

Von weiteren Versuchen an hierhergehörigen Tieren sind mir nur noch die von Mayer und Soule (1906) bekannt geworden, die fanden, daß Weibchen von *Porthesia dispar* flügellosen Männchen gegenüber mehr Widerstand zeigen als geflügelten, nicht aber gegenüber abnorm (rot oder grün) gefärbten Männchen. Wurden dagegen den Weibchen die Augen geschwärzt, so verhielten sie sich geflügelten und ungeflügelten Männchen gegenüber nicht mehr verschieden.

W. Ostwald jr. (1908) untersuchte, wesentlich an Raupen von *Porthesia*, die Lichtempfindlichkeit der oxydativen Fermente, „welche bei der Gewebeatmung zweifellos eine sehr wichtige, wenn auch noch nicht vollständig aufgeklärte Rolle spielen", einmal die H_2O_2 zersetzende Katalase, und die Guajak mit und ohne H_2O_2 bläuende Peroxydase. Katalasenextrakte aus frisch getöteten und aus getrockneten Insekten wurden durch Belichtung kräftig und schnell zerstört. Die H_2O_2-Zersetzung selbst wird durch Licht bedeutend verlangsamt. Der Einfluß der Wellenlänge des Lichtes auf den Katalasengehalt lebender Räupchen war ein ziemlich verwickelter.

Für den Peroxydasegehalt tierischer Extrakte ergab sich, daß bei geringen Intensitäten das Licht die natürliche Vermehrung peroxydasehaltiger Extrakte in Gegenwart von Sauerstoff hindert. Direktes Sonnenlicht beschleunigt sofort die natürliche Peroxydasevermehrung tierischer Extrakte in Gegenwart von Sauerstoff und zwar in der Reihenfolge Violett > Hell > Dunkel > Gelb. Es besteht eine fast vollkommene Parallele zwischen dem zerstörenden Einfluß der Spektralbezirke auf die Katalase und dem entwickelnden oder vermehrenden Einflusse derselben auf die Peroxydase. OSTWALD meint, die gefundenen Tatsachen unterstützten durchaus die Annahme, „daß die phototropischen Reaktionen der Tiere im engsten Zusammenhang mit den Vorgängen der allgemeinen Gewebeatmung stehen".

Positiv phototropische Tiere wurden außerordentlich katalasereich, aber sehr peroxydasearm gefunden, das umgekehrte Verhalten zeigten negativ phototropische Tiere. OSTWALD erwägt endlich die Möglichkeit, daß die Produktion oxydativer Fermente von der Mitwirkung des Nervensystemes bzw. der lichtempfindlichen Organe abhängig sei.

b) Culex, Musca, Coccinella.

Bekanntlich kommen die Larven der Stechmücke (*Culex pipiens*), wenn sie sich einige Zeit in tieferen Wasserschichten aufgehalten haben, an die Oberfläche und heften sich hier, den Kopf nach unten, mit ihrem Atemrohre an. Läßt man das Bassin einige Minuten unberührt, so hängen bald Hunderte von ihnen an der Oberfläche; bei kleinen Erschütterungen, z. B. leichtem Klopfen auf den Tisch, eilen die meisten der Tiere in rascher Flucht mit den eigentümlichen peitschenden Bewegungen ihres Körpers nach der Tiefe. Ich fand (1910) die überraschende Tatsache, daß in gleicher Weise, wie bei Erschütterung, die an der Oberfläche hängenden Tiere bei Verminderung der Belichtung, z. B. vorsichtiger Beschattung ihres Bassins, nach unten eilen, auch dann, wenn von Erschütterung keine Rede sein kann. Ist z. B. ihr Behälter im Dunkelzimmer 2—3 m von der ihn bestrahlenden Bogenlampe entfernt aufgestellt, so eilen bei Vorschieben eines Kartons vor die Lampe die oben hängenden *Culex*-Larven sofort in Scharen nach unten. Vermehrung der Belichtung löst solche Fluchtbewegungen nicht aus.

Wirft man den hellen Lichtkegel einer mit passender Konvexlinse versehenen Bogenlampe etwa schräg von oben in das Bassin, so sieht man meist schon nach ca. 15—20 Sekunden die im Dunkeln am Boden liegenden Larven lebhaft von beiden Seiten des Bassins auf den Lichtkegel zueilen; sobald sie in diesen gekommen sind, schwimmen sie in ihm nach oben auf das Licht zu, wobei die aus der einen Bassinhälfte kommenden Tiere ihre bisherige Schwimmrichtung rasch ändern und in einem spitzen Winkel zu letzterer nach oben weiterschwimmen.

Interessanterweise konnte ich bei anderen *Culex*-Larven noch ein entgegengesetztes Verhalten gegen Licht nachweisen: Junge Tiere, die ich im April fing, flohen, wenn sie am Boden lagen, vor einer in beliebiger Richtung genäherten Lichtquelle eiligst nach der dunkelsten Stelle ihres Behälters. Hatte der Glasbehälter mit den Tieren längere Zeit ruhig gestanden, und waren letztere an die Wasseroberfläche gekommen, so flohen sie bei Erschütterung rasch nach unten; ließ ich nun rasch Licht von unten her einfallen, so kehrten sie sofort um und flohen wieder nach oben. Bestrahlung mit roten Glaslichtern hatte keinerlei sichtbare Wirkung auf die Tiere, während sie vor einem für uns viel dunkleren Blau sofort lebhaft flohen.

Bestrahlte ich die sonst benutzten *Culex*-Larven zunächst einige Zeit mit einer Bogenlampe und schob dann ein blaues Glas vor letztere, so flohen die oben angesammelten Tiere nach unten, kehrten aber nach ca. 15—20 Sekunden wieder in ziemlich lebhaften Bewegungen nach oben zurück. Wurde nun an Stelle des blauen Glases ein in passendem Rahmen dicht daneben befindliches, uns wesentlich heller erscheinendes rotes Glas vor die Lichtquelle geschoben, so flohen die Tiere lebhaft nach unten, ganz so, wie sie es sonst bei Verdunklung tun. Ließ ich das rote Glas längere Zeit vor der Lichtquelle, so begannen die Tiere allmählich sich langsam nach oben zu bewegen; sobald das rote Glas durch das blaue ersetzt wurde, schwammen sie viel lebhafter nach oben, so, wie es der Fall zu sein pflegt, wenn die Lichtstärke erhöht wird.

Besonders hübsch ist der folgende Versuch: Ein kubisches Glasgefäß wird durch eine undurchsichtige Scheidewand in zwei seitliche Hälften geteilt und von diesen die eine vorn, oben und seitlich mit rotem, die andere ebenso mit einem für uns viel dunkler blauen Glase bedeckt. Beide Hälften sind von dem hellen Lichte eines Nordfensters gleichmäßig bestrahlt. Wenn die Tiere sich beiderseits an der Oberfläche gesammelt hatten, verdunkelte ich beide Hälften ihres Behälters gleichmäßig durch Vorhalten eines großen schwarzen Kartons vor das Fenster; die Tiere im blau bestrahlten Teile eilten sofort in Scharen nach unten, jene im roten blieben unbewegt an der Wasseroberfläche.

Die mitgeteilten Befunde sind schon deshalb von großem Interesse, weil durch sie zum ersten Male gezeigt wird, daß auch das Verhalten der Tiere bei plötzlicher Abnahme der Belichtungsstärke uns wertvolle Aufschlüsse über die Helligkeiten geben kann, in welchen ihnen farbige Lichter erscheinen; es ist wohl möglich, daß bei weiterer Entwicklung solcher Methoden und zweckmäßiger Wahl geeigneter Tierarten sich feinere Messungen werden anstellen lassen.

Die aus den *Culex*-Larven hervorgegangenen Mücken verhielten sich bei Versuchen mit farbigen Gläsern insofern den Larven ähnlich, als die benützten roten Lichter auch für sie einen verhältnismäßig sehr geringen Helligkeitswert zeigten. Dagegen hatte Beschattung, die die Larven in so überraschender Weise zu Fluchtbewegungen veranlaßte, auf die ausgebildeten Mücken keine entsprechende Wirkung.

Von anderen Mückenlarven standen mir bisher die roten Larven der Zuckmücke (*Chironomus plumosus*) in größeren Mengen zur Verfügung; die Tiere haben ausgesprochene Neigung, zum Lichte zu schwimmen, sammeln sich z. B. in einem am Fenster stehenden Bassin ziemlich bald vorwiegend auf der Fensterseite an und sind hier viel lebhafter in ihren Schwimmbewegungen als auf der Zimmerseite. Wird des Abends im Dunkeln eine Kerze an das Bassin gehalten, so schwimmen sie bald lebhaft auf diese zu; zu feineren messenden Bestimmungen waren indes die mir zur Verfügung stehenden Tiere nicht geeignet. Sie gingen nicht zur Wasseroberfläche wie die *Culex*-Larven, plötzliche Verdunklung war ohne sichtbare Wirkung auf sie.

Der geringe Helligkeitswert roter Lichter für Stechmücken kommt auch in folgenden Versuchen eindringlich zum Ausdrucke: Es ist bekannt, daß manche Mückenarten, die im Sommer gegen Abend oft über bestimmten Stellen des Bodens in großen Schwärmen „tanzen", einen Fußgänger nicht selten mehr oder weniger weit begleiten.

Rádl, der diese Erscheinung verfolgte, sah (1901) unter anderem, daß, wenn er ein Stück weißes Papier auf eine grüne Wiese legte, bald ein Mückenschwarm über diesem stand; Mücken, die über einem grauen Steine schwärmten, stellten sich seitlich, sobald der Stein mit einem schwarzen Hute bedeckt wurde usw. Aehnliches erwähnt Escherich für Ameisen auf dem Hochzeitsfluge (1906). Ich selbst hatte öfters beobachtet, daß solche Schwärme (verschiedene Arten sind verschieden geeignet), wenn ich etwa ein weißes Taschentuch mit ausgestreckten Armen unter ihnen langsam horizontal hin und her bewegte, dem Tuche nicht selten in der Ausdehnung eines Bogens von 120° und noch mehr folgen. Ich stellte mir nun mehrere quadratische Kartons von 40 cm Seitenlänge her, die mit nicht glänzendem, frei farbigem roten, grünen, blauen und violetten Papier bespannt wurden, außerdem benützte ich gleich große mattweiße und mattschwarze Flächen. Bewegung der weißen Flächen in der geschilderten Weise in einer wagerechten Ebene hatte entsprechende Ortsveränderungen der Mückenschwärme zur Folge, während Bewegung des mattschwarzen Papiers ohne Einfluß auf sie war. Bei Bewegung einer schön blauen Fläche folgten die Schwärme dieser in der Regel in ähnlicher oder fast gleicher Weise wie der weißen, während Bewegung der roten, für uns viel helleren Fläche meist ähnlich wie die der schwarzen ganz oder fast ohne Einfluß auf den Stand der Mückenschwärme war. Grüne Flächen wirkten ähnlich wie blaue.

Also auch hier verhielten die Stechmücken sich so, wie, unter entsprechende Bedingungen gebracht, total farbenblinde Menschen, und ganz anders, wie normale Menschen sich verhalten würden.

Ich selbst hatte mich, damit für die Tiere keinerlei Nebeneindrücke in Betracht kamen, in einen schwarzen Mantel gehüllt und Kopf, Gesicht und Hände mit schwarzer Maske bzw. schwarzen Handschuhen bedeckt. Um eine Vorstellung zu bekommen, wie kleine Reizflächen schon deutliche Wirkung auf die Schwärme entfalten, befestigte ich mattweiße quadratische Kartons von 20 bzw. 15 und 10 cm Seitenlänge an langen mattschwarzen Drähten. Bewegte ich die Flächen von 15 cm Seitenlänge etwa 2 m unter dem unteren Ende eines tanzenden Schwarmes, so folgten die Tiere noch prompt den Bewegungen der Fläche, ebenso auch derjenigen von 10 cm Seitenlänge, wenn diese sich etwa 1 m unter dem Schwarme befand.

Von meinen Versuchen an *Coccinella septempunctata* (Marienkäfer) seien nur einige der wichtigsten angeführt. Im Spektrum liefen auch sie einerseits aus dem Rot und Rotgelb, andererseits aus dem Blau und Violett schräg nach oben zur Gegend des Gelb bis Grün, im Gelb und Grün angenähert senkrecht nach oben. (Zum Gelingen dieser Versuche sind verhältnismäßig lichtstarke Spektren erforderlich.) Wurde das Gefäß so verschoben, daß sein eines Ende von gelbgrünem Lichte bestrahlt war, die anderen Teile von blauem und violettem oder aber von rotem Lichte, so sammelten sich bald fast alle Tiere an dem im Gelbgrün befindlichen Ende. Aus dem Rot eilten die Käfer rascher nach dem Gelb und Grün als aus dem Blau und Violett. Versuche mit blauen und roten Glaslichtern führten zu befriedigenden Ergebnissen erst, als ich sehr hohe Lichtstärken benützte. Die Tiere verhielten sich in allen hier wesentlichen Punkten so, wie die vorher beschriebenen Mücken.

Die Versuche scheinen mir besonders deshalb wichtig, weil es

sich hier um ausgesprochene Tagtiere handelt, die gerade bei heller Sonne lebhaft zu werden pflegen. Im wesentlichen die gleichen Ergebnisse wie bei Mücken und Coccinellen erhielt ich in Spektrumversuchen mit unserer gewöhnlichen Stubenfliege, die gleichfalls ausgesprochene Neigung zeigt, nach dem jeweils hellsten Teile ihres Behälters zu eilen.

Wurde der Behälter mit den Fliegen zunächst einige Zeit dunkel gehalten und dann rasch so ins Spektrum gebracht, daß seine linke Hälfte im Violett und Ultraviolett, die rechte im Gelb und Grün lag, so liefen die meisten Tiere zunächst rasch nach der letzteren; wurde nun der Behälter schnell um 180° gedreht, so daß die vorher im Gelb und Grün gelegenen Teile desselben ins Violett und Ultraviolett kamen und umgekehrt, so lief wieder in den ersten Momenten die Mehrzahl der Fliegen nach dem Gelb und Grün. Ließ ich den Behälter längere Zeit in dieser Stellung, so verteilten sich die beständig laufenden Tiere, doch blieben in der Regel auch dauernd mehr Fliegen in der Gegend des Gelbgrün und Grün als im Rot, Blau und Violett.

Zu genaueren Messungen war von den bisher besprochenen Insektenarten keine geeignet. Dagegen ließen sich solche bei einer zu den Chalcididen gehörigen Schlupfwespenart vornehmen.

Die 3 mm langen Tierchen, die ich an warmen Herbsttagen am Fenster meines Zimmers oft zu Hunderten fangen konnte, liefen wie die Coccinellen stundenlang angenähert senkrecht nach oben bis zum Gesimse, flogen dann im Bogen nach unten, wieder gegen die Fensterscheibe, und begannen hier von neuem ihren Lauf nach oben. Hielt ich einen Bogen weißes Papier von außen so vor die Scheibe, daß ein Teil der letzteren leicht beschattet wurde, so wendeten sich sofort fast alle Tiere gegen die unbedeckte Fensterseite und liefen nahezu parallel zueinander auf diese zu; wurde das Papier jetzt hier vorgeschoben, so kehrte augenblicklich die ganze Schar um und lief wieder der jetzt freien Fensterhälfte zu. Wurde im Dunkelzimmer ein lichtstarkes Spektrum auf der Glaswand ihres Behälters entworfen, so liefen die Tierchen sofort aus dem Blau und Violett rasch nach dem Gelb bis Grün und hatten sich hier bald fast alle angesammelt, so daß im Rot und Orange wie im Blau und Violett oft nur wenige oder gar keine mehr blieben. Auch an der photometrischen Vorrichtung mit roten und blauen Gläsern zeigten diese Insekten gleiches Verhalten, wie die anderen von mir untersuchten.

Eine Reihe von Gleichungen zwischen verschiedenen homogenen und einem meßbar variablen Mischlichte stellte ich nach dem gelegentlich meiner Untersuchungen an Fischen ausgearbeiteten Verfahren (vgl. p. 605) her. Das Ergebnis war folgendes:

Setzen wir die zur Herstellung einer Gleichung mit dem Gelbgrün des Spektrums erforderliche Lichtstärke der von dem Vergleichslichte bestrahlten Behälterpartie = 100, so ergaben sich für einige andere homogene Lichter als Mittel aus zahlreichen Messungen folgende Werte: Rot = 3,8, rötliches Gelb = 25, Gelb = 50, Blau = 17,5. Diese Zahlen zeigen wiederum weitgehende Aehnlichkeit mit den früher von mir für Fische gefundenen und mit den entsprechenden Werten für das total farbenblinde Menschenauge. —

Die früheren Versuche, Aufschluß über den Lichtsinn der hier besprochenen Tiere zu bekommen, scheiterten außer an der Unzweckmäßigkeit der Methoden vielfach auch daran, daß man die verschiedenen Tierarten alle nach einer und derselben Methode unter-

suchen zu können glaubte. Schon meine bisher mitgeteilten Beobachtungen, noch mehr die im folgenden beschriebenen, zeigen, auf wie mannigfache Weise die Frage nach dem Sehen verschiedener Tiere in Angriff genommen werden kann; vor allem müssen wir uns mit den Lebensäußerungen und Gewohnheiten jeder einzelnen Art vertraut machen, um die zu den Versuchen zweckmäßigste Anordnung zu ermitteln. Die im vorstehenden beschriebenen Beispiele wählte ich, um zu zeigen, auf wie viele wichtige Fragen schon manche von jenen niederen Tieren Antwort geben können, die in unseren Gegenden während eines großen Teiles des Jahres reichlich zur Verfügung stehen.

Ueber die Wirkung ultravioletten Lichtes.

Für Daphnien hatte Lubbock (1881) gezeigt, daß in einem Gefäße, von dem die eine Hälfte mit dem ultraviolettreichen, die andere mit dem ultraviolettarmen Lichte eines Quarzprismenspektrums bestrahlt wurde, die Mehrzahl nach der ersteren Hälfte ging. Von meinen eigenen Versuchen (1911) sei hier nur folgendes berichtet, um eine Vorstellung von den von mir vorwiegend benützten Methoden zu geben: Vor der das Parallelwandbassin mit Daphnien bestrahlenden Bogenlampe befindet sich eine Blauuviolglasplatte, die neben einem kleinen Teile der Strahlen vom langwelligen Spektrumende vorwiegend solche von ca. 405—332 $\mu\mu$ durchläßt, also für ultraviolette Strahlen in verhältnismäßig hohem Grade durchlässig ist. Nachdem das Licht einige Minuten lang auf die Tiere gewirkt hat, zeigen diese eine bestimmte, gleichmäßige Neigung, nach oben zu schwimmen. Vermehrung der Lichtstärke hat bei der Mehrzahl derselben deutliches Sinken, Abnahme der Lichtstärke lebhafteres Aufwärtsschwimmen zur Folge; zu solchen Aenderungen des Schwimmens genügen schon verhältnismäßig geringe Lichtstärkeänderungen.

Schiebt man bei konstant bleibendem Reizlichte eine für Ultraviolett fast undurchlässige, nahezu farblose (schwach gelbliche) Schwerstflintplatte (Schott) vor das Blauuviolglas, so nimmt die Schwimmbewegung der Tiere nach oben deutlich zu, so, wie ich es sonst bei leichter Lichtstärkenabnahme beobachtete. Wegziehen der Platte hat vorübergehendes Sinken der Tiere zur Folge, wie es sonst bei geringer Lichtstärkenzunahme erfolgt. Schiebt man das Schwerstflintglas nur so weit vor, daß die eine seitliche Hälfte des Bassins mit dem an ultravioletten Strahlen reichen Lichte, die andere mit dem an solchen armen Lichte bestrahlt ist, so sieht man in dieser letzteren Hälfte die Tiere deutlich steigen und nach Wegziehen der Schwerstflintplatte sinken. Die Tiere schwimmen in beiden Bassinhälften angenähert senkrecht nach oben, es zeigt sich keine stärkere Neigung, aus der mit Schwerstflintglas versehenen in die andere Hälfte zu schwimmen, wie es der Fall sein würde, wenn der Helligkeitsunterschied zwischen beiden Hälften für die Tiere beträchtlich wäre.

Auch mit Hilfe der Augenbewegungen der Daphnien (vgl. p. 633) konnte ich die Wirkung des ultravioletten Lichtes bei diesen Tieren verfolgen: Wird ein Daphnienauge dauernd von einer mit dem Blauuviolglase versehenen Bogenlampe belichtet und nun das Schwerstflintglas abwechselnd zwischengeschaltet und weggezogen, so tritt regelmäßig bei Vorsetzen des Glases (also Ausschalten eines großen Teiles der ultravioletten Strahlen) eine Verdunklungsbewegung, bei

Zurückziehen des Glases eine Erhellungsbewegung (s. o.) des Auges ein (für unser Auge ist der Unterschied in der Helligkeit des Blau mit und ohne Schwerstflintglas unbedeutend).

Das besondere Interesse dieser Befunde liegt in dem Nachweise, daß die fragliche Wirkung des ultravioletten Lichtes auch bei den Daphnien durch das Auge vermittelt wird. Ist doch nicht wohl anzunehmen, daß etwa eine durch die Körperoberfläche der Daphnien vermittelte Wirkung der kurzwelligen Strahlen zu eben solchen Augenbewegungen Anlaß gibt, wie wir sie vorher bei Erhellung und Verdunklung kennen gelernt haben.

Weiter bemühte ich mich, von der in einem bestimmten Falle bei Wirkung des Ultraviolett wahrgenommenen Helligkeit wenigstens bis zu einem gewissen Grade durch messende Versuche eine Vorstellung zu bekommen, doch kann auf die Einzelheiten dieser Versuchsanordnung nicht eingegangen werden.

Alle von mir erhobenen Befunde entsprechen der Annahme, daß die ultravioletten Strahlen bei den von mir untersuchten Tieren zu einer Helligkeitswahrnehmung Anlaß geben, die bei den verschiedenen Tierarten nicht ganz gleich groß, aber bei allen ziemlich unbedeutend ist. Genauere Untersuchungen über den hier wesentlich wirksamen Bezirk des ultravioletten Spektrums habe ich bisher noch nicht angestellt; anscheinend dürften vorwiegend etwa Strahlen von ungefähr 400—330 $\mu\mu$ oder noch etwas weniger in Betracht kommen; eine scharfe Grenze besteht wohl weder nach der langwelligen noch nach der kurzwelligen Seite.

Die Helligkeitskurve der Lichter des Spektrums für die hier untersuchten Tiere entspricht also nach allen meinen bisherigen Untersuchungen in dessen sichtbarem Teile mehr oder weniger jener für das total farbenblinde Menschenauge; in der Nähe des kurzwelligen Endes des für uns sichtbaren Spektrums zeigt die Kurve eine bei den verschiedenen bisher von mir untersuchten Tieren verschiedene, stets aber geringfügige, ziemlich flache Erhebung; schon das Violett des Spektrums ist für sie im allgemeinen merklich heller als das Ultraviolett.

Diese schwache Helligkeitszunahme zeigt sich wesentlich bei jenen Wellenlängen, die nach unseren bisherigen Kenntnissen im menschlichen Auge (Linse, Netzhaut) für die Erzeugung von Fluoreszenz hauptsächlich in Betracht kommen. Die bisher von mir gefundenen Tatsachen entsprachen der Vermutung, daß jene Helligkeitswahrnehmung bei den fraglichen Tieren durch Fluoreszenz sei es des perzipierenden Apparates, sei es der vorgelagerten brechenden Medien bedingt sein könne; Versuche, die ich zur Beantwortung der einschlägigen Fragen vornahm, zeigten, daß in der Tat die in Rede stehende Helligkeitswahrnehmung wesentlich durch Fluoreszenz hervorgerufen wird, und daß letztere jedenfalls vorwiegend im dioptrischen Apparate des Auges zustande kommt.

Die hier wichtigsten, zum Teile überraschend schönen Erscheinungen lassen sich schon mit der folgenden einfachen Anordnung leicht zur Anschauung bringen: Das Licht einer in passendem Gehäuse eingeschlossenen kleinen Bogenlampe wird im Dunkelzimmer mittels Quarzlinse in erforderlicher Weise auf das zu untersuchende Arthropodenauge geworfen, das man bei etwa 20—80-facher Vergrößerung mit dem Mikroskop oder der Drüner-Brausschen Bin-

okularlupe betrachtet. Vor der Lichtquelle befindet sich die Blauuviolglasplatte.

Bringt man den Kopf z. B. einer Ameise (ich untersuchte meist *Formica rufa*) in passender Weise in dieses Licht, so erscheinen die sonst für uns braunen Kopfteile tief dunkelrot (da das blaue Glas auch etwas Rot durchläßt), am Auge sieht man auf den dem Lichte zugekehrten Facetten eine entsprechende Zahl kleinster blauer Spiegelbilder der Lichtquelle, der übrige Teil des Auges erscheint in einem graugrünlichen Schimmer, der unter günstigen Umständen heller ist als das dunkle Rot der umgebenden Kopfpartien. Wird nun der größere Teil der ultravioletten Strahlen unseres blauen Lichtes durch Vorschieben der Schwerstflintplatte ausgeschaltet, so schwindet der grüne Schimmer, und die entsprechenden Teile des Auges erscheinen jetzt schwarz und viel dunkler als der rote Grund, dessen Helligkeit, ebenso wie die der blauen Spiegelbildchen, bei Vorschieben der Schwerstflintplatte kaum nennenswert geringer wird. Sowie man die letztere wegzieht, zeigt sich wieder der graugrüne Schimmer am Auge.

Die geschilderten Erscheinungen fand ich, mehr oder weniger ausgesprochen, bei allen bisher von mir untersuchten Insektenaugen. Sehr schön ist die Fluoreszenz an den großen Augen verschiedener Libellen zu sehen. Ich stellte sie zunächst am uneröffneten Auge fest und halbierte dieses dann durch einen scharfen Schnitt; fiel nun das ultraviolette Licht auf die schmale Schnittfläche des brechenden Apparates, so zeigte diese prachtvolle graugrüne Fluoreszenz, noch lebhafter war sie an den Schnittflächen der Augen von *Dytiscus marginalis*, weniger stark, wenn auch deutlich ausgesprochen, bei *Notonecta glauca*. An den tieferen Augenteilen konnte ich mit meinen Methoden keine auffällige Fluoreszenz wahrnehmen.

Die verhältnismäßig schwache Fluoreszenz, die so viele Gebilde bei passender Versuchsanordnung im ultravioletten Lichte zeigen, habe ich, da sie für die uns beschäftigenden Fragen zunächst von geringerem Interesse ist, hier noch nicht berücksichtigt.

Sehr lebhaft fluoresziert die verhältnismäßig große Linse des Stirnocells der Libellen, was sowohl am uneröffneten Auge bei Bestrahlung von vorn als auch an der halbierten Linse bei Bestrahlung der Schnittflächen leicht zu sehen ist. Besonders schöne Bilder bieten die zahlreichen Augen der Spinnen sowie jene der Raupen, die im ultraviolettreichen Lichte als hellgraugrün schimmernde Kugeln, im ultraviolettarmen als dunkle Flecke auf dem hier fast schwarzen Grunde erscheinen. (Im wesentlichen ähnliche Erscheinungen wie die zuletzt geschilderten kann man bei passender Versuchsanordnung an menschlichen Linsen im lebenden Auge wahrnehmen: im ultraviolettreichen Lichte erscheint die Linse in der Pupille graugrün bis gelbgrün und oft heller als die Iris, im ultraviolettarmen dagegen dunkler als diese.)

Auch bei Schmetterlingen, Bienen und Stubenfliegen läßt sich Fluoreszenz an den Augen leicht nachweisen; bei Fliegen ist sie wieder insbesondere am durchschnittenen Auge schön zu sehen, am uneröffneten kann das rote Pigment die Beobachtung erschweren.

Die mitgeteilten Versuche zeigen, daß bei allen von mir untersuchten Insektenarten die brechenden Medien im ultravioletten Lichte deutlich, zum Teile lebhaft fluoreszieren.

Noch stärker ausgesprochen und entsprechend leichter zu sehen ist diese Fluoreszenz an Krebsaugen. Schon unser Flußkrebs (*Astacus fluv.*) eignet sich gut zur Beobachtung. Am uneröffneten und insbesondere am halbierten Auge auf der Schnittfläche sieht man im ultravioletten Lichte einen fast leuchtend grünen Schimmer. Die Fluoreszenz ist so lebhaft, daß man sie sogar bei gewöhnlichem Tageslichte ohne besondere Hilfsmittel und ohne farbige Gläser als zart grauen Schimmer wahrnehmen kann, der wieder bei Ausschalten der ultravioletten Strahlen durch die Schwerstflintplatte mehr oder weniger vollständig verschwindet.

Bei vielen Krebsen fluoreszieren auch die übrigen Teile der Körperoberfläche verhältnismäßig stark; der ganze Panzer verschiedener von mir untersuchter Arten zeigt im ultraviolettreichen blauen Lichte lebhaft graugrünen Schimmer, im ultraviolettarmen ist er viel dunkler, oft fast schwarz. Auch bei den kleinen Daphnien sieht man leicht die Fluoreszenz der Schale und des durchsichtigen Helmes, der das Auge birgt.

Weitere Versuche stellte ich mit den ultravioletten Strahlen eines durch Quarzlinsen und -prismen entworfenen Spektrums an. Die zu untersuchenden Augen (ich benützte hier vorwiegend jene der Libellen) wurden an der Spitze einer feinen Nadel an die mit Hilfe eines Baryumplatincyanürschirmes als die zweckmäßigste ermittelte Stelle des Ultraviolett gebracht. Bei Lupenbetrachtung konnte ich dann die Augen als mehr oder weniger helle, angenähert farblos graue Masse auf dunklem Grunde wahrnehmen, die bei Zwischenschalten der Schwerstflintplatte ganz oder nahezu unsichtbar wurde. Auch die Fluoreszenz der Körperoberfläche verschiedener Krebse ließ sich auf diese Weise gut sichtbar machen. Die von mir bei anderen Versuchen seit Jahren viel gebrauchte Quecksilberdampflampe (Schotts „Uviollampe") bot für die hier in Rede stehenden Beobachtungsreihen vor den anderen von mir benutzten Lichtquellen keine nennenswerten Vorzüge.

Aus dem Mitgeteilten ergibt sich für das Sehen der in Rede stehenden Tiere im ultravioletten Lichte folgendes: Fällt auf ein Insekten- oder Krebsauge, dessen brechende Medien die geschilderten Fluoreszenzerscheinungen zeigen, von einer Seite ultraviolettarmes, von der anderen ein sonst gleiches, aber ultraviolettreicheres Licht, so wird dieses letztere dem Tiere heller erscheinen und daher, sofern es sich um eine zum Hellen gehende Art handelt und der durch die Fluoreszenz bedingte Helligkeitsunterschied groß genug ist, Bewegungen nach dieser Seite auslösen, wie wir es z. B. bei Daphnien, Culiciden und Schlupfwespen leicht feststellen können.

Hierbei ist folgendes zu berücksichtigen: Unter den von einem leuchtenden Punkte auf ein Facettenauge treffenden Strahlen können die dem sichtbaren Spektrum angehörenden bekanntlich immer nur durch eine verhältnismäßig kleine Zahl von Facettengliedern zum optischen Empfänger gelangen, nämlich durch jene, deren Achsen angenähert in der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen liegen. Die ultravioletten Strahlen aber bringen auch jene Facetten zur Fluoreszenz, auf die sie mehr oder minder schräg fallen, ja auch noch solche, die sie fast tangential treffen. Daher wird das durch die ultravioletten Strahlen hervorgerufene Fluoreszenzlicht den optischen Empfänger im allgemeinen in beträchtlich größerer Ausdehnung treffen als das Licht der sichtbaren Strahlen des leuchtenden Punktes. (Auch im menschlichen Auge breitet sich das Fluoreszenzlicht der Linse über die ganze Netz-

haut aus, auch wenn die von dem leuchtenden Punkte ausgehenden sichtbaren Strahlen wesentlich nur einen kleinen Netzhautbezirk treffen.)

Ob neben der Fluoreszenz der äußeren Augenteile auch noch eine solche des perzipierenden Apparates in Betracht kommt, habe ich bisher nicht untersucht; daß sie eine wesentliche Rolle spielt, ist wenig wahrscheinlich, da die Fluoreszenz des dioptrischen Apparates zeigt, daß hier schon ein mehr oder weniger großer Teil der Fluoreszenz erregenden ultravioletten Strahlen absorbiert wird.

Lubbock hielt es für wahrscheinlich, daß die ultravioletten Strahlen von den Ameisen als „eine bestimmte eigene Farbe, von der wir uns keine Vorstellung machen können, gesehen werden, die von den übrigen so verschieden ist, wie Rot von Gelb oder Grün von Violett“. Anscheinend unter dem Einflusse der Vorstellungen der Young-Helmholtzschen Theorie, nach der die Empfindung Weiß durch gleichzeitige und gleich starke Erregung der angenommenen drei Faserarten des Sehorganes zustande kommen sollte, warf Lubbock die Frage auf, „ob weißes Licht sich für diese Insekten von unserem weißen Lichte unterscheidet, indem es noch diese Farbe enthält; jedenfalls dürften, da nur wenige von den Farben in der Natur rein sind, sondern fast alle aus der Kombination von Strahlen verschiedener Wellenlänge hervorgehen, und da in solchen Fällen die sichtbare Resultante nicht nur aus den Strahlen zusammengesetzt sein würde, die wir sehen, sondern aus diesen und den ultravioletten Strahlen, die Farben der Gegenstände und der allgemeine Anblick der Natur ihnen ein ganz anderes Ansehen darbieten als uns“.

Aus meinen Versuchen ergibt sich eine durchaus andere Auffassung der einschlägigen Verhältnisse; die Hypothese von Lubbock bedarf danach keiner besonderen Widerlegung mehr.

Anscheinend im Hinblicke auf diese Lubbockschen Anschauungen wurde neuerdings angegeben, es besäßen, „wie wir wissen, manche Organismen eine andere Begrenzung des auf ihre Sehorgane wirkenden Spektralbereiches“, und es liege daher „die Vermutung außerordentlich nahe, daß für derartige Formen in manchen Lebensbezirken, die uns völlig lichtlos scheinen, genug Licht vorhanden“ sei (Pütter, 1908). Meine Untersuchungen an einer ansehnlichen Zahl von Wirbellosen haben keine Anhaltspunkte für eine solche Annahme ergeben. Was insbesondere die Wirkung der ultravioletten Strahlen angeht, von welchen hier die Rede is, so braucht nach allen meinen Befunden der optische Empfangsapparat der Insekten- und der Krebsaugen durch diese selbst ebensowenig erregbar zu sein, wie jener des menschlichen. Hier wie dort werden jene kurzwelligen Strahlen im wesentlichen nicht direkt, sondern erst vermittels der Fluoreszenz wahrgenommen, die das kurzwellige in längerwelliges Licht verwandelt.

Meine früher entwickelten Anschauungen über den Lichtsinn bei Insekten und Krebsen erhalten durch diese neuen Befunde eine neue Stütze.

Für die Auffassung vom Sehen der in Rede stehenden Tiere war es nach den mitgeteilten Beobachtungen von Interesse, zu erfahren, ob die von mir bei allen gefundenen relativ großen Helligkeitswerte vorwiegend blauer Lichter gegenüber den roten etwa allein auf solche Fluoreszenzerscheinungen bezogen werden könnten. Eben im Hinblicke hierauf habe ich unter besonderer Berücksichtigung der Fluoreszenz vielfach Versuche angestellt, bei welchen die Behälter zur einen Hälfte mit

rotem, zur anderen mit blauem Lichte bestrahlt wurden. Alle meine Befunde lehren übereinstimmend, daß auch nach tunlichster Ausschaltung eines etwaigen Einflusses von Fluoreszenz die fraglichen blauen Lichter für jene Tiere noch heller sind als die roten und orangefarbigen des gleichen Spektrums, ähnlich so, wie es für den total farbenblinden Menschen der Fall ist.

Zu der Frage, ob anzunehmen sei, daß der Fluoreszenz des brechenden Apparates für die Helligkeitswahrnehmung der Insekten und Krebse unter ihren gewöhnlichen Lebensbedingungen wesentliche Bedeutung zukomme, mögen hier folgende Angaben genügen. Für in Luft lebende Tiere ist eine derartige Annahme kaum wahrscheinlich, denn bei Einwirkung stärkeren gemischten Lichtes wird die wahrgenommene Helligkeit vorwiegend durch die sichtbaren Strahlen mittlerer Wellenlänge bestimmt; ist aber die Lichtstärke des gemischten Lichtes (z. B. bei vorgeschrittener Dämmerung) schon sehr gering, so wird auch sein Gehalt an ultravioletten Strahlen im allgemeinen entsprechend klein sein, so daß diese jetzt eine irgend in Betracht kommende Fluoreszenz und dadurch bedingte Helligkeitswahrnehmung kaum werden auslösen können. Die Verhältnisse liegen bei den fraglichen, in Luft lebenden Tieren in dieser Hinsicht im wesentlichen ähnlich wie bei unserem eigenen Auge, für dessen Helligkeitswahrnehmung unter gewöhnlichen Verhältnissen die ziemlich starke Fluoreszenz der Linse im allgemeinen auch nicht von nennenswerter Bedeutung ist. Hier wie dort aber deutet die Fluoreszenz der brechenden Medien auf entsprechende Absorption des in stärkerer Intensität unsere Netzhaut schädigenden ultravioletten Lichtes, und es ist nicht ausgeschlossen, daß auch bei Insekten und Krebsen den brechenden Medien eine ähnliche Schutzwirkung durch Zurückhalten kurzwelliger Strahlen vom perzipierenden Apparate zukommt.

Etwas anders liegen die Verhältnisse für die hier in Rede stehenden Wassertiere. Das Wasser läßt bekanntlich in dickeren Schichten von den kurzwelligen Strahlen des sichtbaren Spektrums verhältnismäßig mehr durch als von den langwelligen. Ueber die relative Durchlässigkeit für die hier vorwiegend in Betracht kommenden ultravioletten Strahlen von etwa 400—300 $\mu\mu$ liegen bisher keine genügenden Angaben vor. (Die bekannten Angaben von Forel, Fol und Sarasin, Hüfner u. a. sind für unsere Frage nicht verwertbar.)

Ist das Wasser für die längerwelligen, Fluoreszenz erregenden ultravioletten Strahlen angenähert gleich durchlässig wie für die blauen und violetten, so wird in einer entsprechenden Tiefe das dort z. B. auf die Augen von Krebsen wirkende Strahlgemisch eine etwas größere Helligkeitswahrnehmung auslösen, als es ohne die Fluoreszenz ihrer Augen der Fall wäre. Da auch die ganze Oberfläche der von mir untersuchten Krebse im ultraviolettreichen blauen Lichte heller erscheint als im ultraviolettarmen, so wäre nicht ausgeschlossen, daß in bestimmten Tiefen lebende Krebse die Artgenossen vermöge dieser Fluoreszenz ihrer Panzer leichter wahrnehmen können, als sie es ohne sie vermöchten. Ob bezw. in welchem Umfange solches der Fall ist, wird sich erst angeben lassen, wenn die relative Absorption der in Frage stehenden Strahlen des sichtbaren und des ultravioletten Spektrums im Süßwasser bezw. Seewasser genauer ermittelt ist.

Für die hier weniger in Betracht kommenden Strahlen von 300 $\mu\mu$ und weniger liegen Bestimmungen von Kreusler (1901) vor. Es wurde in Schichtdicken von 16,97 mm in Jenaer Hartglas z. B. absorbiert:

bei Wellenlängen von	300	240	200 $\mu\mu$
	2,5 Proz.	5,2 Proz.	14,2 Proz.

Hiernach ist die Angabe einer neueren Darstellung zu berichtigen, nach welcher „das ultraviolette Licht geringer Wellenlänge schon beim Durchdringen einer Schicht von wenigen Millimetern völlig absorbiert werden" soll. Soret (1877, vgl. 1884) machte die Angabe, das Meerwasser lasse (in einer Schicht von 1,15 m) das ganze ultraviolette Spektrum durch, was freilich auch nicht genau zutrifft (die Absorption kann insbesondere bei sehr kurzwelligem Lichte schon durch Beimischung geringer Mengen fremder Stoffe wesentlich beeinflußt werden).

Die nach verschiedenen Richtungen so wichtige Frage nach der Absorption des Lichtes im Wasser ist vielfach in der Weise in Angriff genommen worden, daß man die „Sichttiefe" einer in Wasser versenkten weißen Scheibe bestimmte, die man wohl auch mit einem stark glänzenden Anstriche versah. Man schloß aus den so gefundenen Werten zu Unrecht, daß die Strahlen nur etwa doppelt so tief eindringen, als jener „Sichttiefe" für die Scheibe entspricht. Man würde wesentlich andere (und zwar größere) Werte erhalten, wenn man etwa mit einem Taucherapparate allmählich in größere Tiefen gehen könnte, wobei die Augen zunehmend dunkeladaptiert und entsprechend lichtempfindlicher würden. Soret (1884) fand bei Benützung einer elektrischen Lampe, die er bei Nacht in die Rhone am Ausflusse des Genfer Sees versenkte, daß diese etwa in 17—33 m noch als heller Fleck sichtbar war, in 67—83 m war noch ein verwaschener blasser Schein wahrzunehmen. Spektrophotometrische Wasseruntersuchungen insbesondere der bayrischen Seen hat v. Aufsess (1903) vorgenommen (vgl. dort auch die Literatur).

Es ist selbstverständlich nicht angängig, die an den versenkten Scheiben erhaltenen Werte mit jenen zu vergleichen, die man erhält, wenn man eine photographische Platte in verschiedene Tiefen versenkt und dort minuten- oder stundenlang exponiert. Aus derartigen Versuchen mit 10 Minuten dauernder Exposition schlossen z. B. Fol und Sarasin (1884), daß das Tageslicht in das Wasser des Genfer Sees 170 m und noch tiefer eindringe und die Beleuchtungsstärke dort bei Tageslicht ungefähr so groß sei wie jene, die man in einer mondscheinlosen Nacht wahrnehme. Bei späteren Untersuchungen (1885, 1886) im Mittelländischen Meere schlossen sie aus der Schwärzung der photographischen Platten, daß die 300 m dicken Meeresschichten in der ganzen Zeit, während deren die Sonne über dem Horizont steht, von Strahlen getroffen werden und daß während wenigstens 8 Stunden des Tages das Licht bis zu 350 m eindringe. Solche photographische Versuche geben uns noch nicht genügend Aufschluß darüber, welche Strahlengruppe in jenen Tiefen die Schwärzung der Platte herbeigeführt hat. Eine Bearbeitung mit exakten physikalischen Methoden erscheint dringend wünschenswert.

Neuere Versuche über das Eindringen von Strahlen verschiedener Wellenlängen in größere Tiefen hat Helland-Hansen (1911) gelegentlich der Michael-Sars-Expedition mittels versenkbarer, mit farbigen Filtern versehener photographischer Vorrichtungen angestellt. Von seinen Ergebnissen sei hier nur folgendes angeführt: „Nach den Versuchen ist es wahrscheinlich, daß große Mengen von Strahlen von dem violetten Teil des Spektrums in 500 m Tiefe vorkommen, aber sehr wenige oder vielleicht beinahe keine Strahlen vom roten Teil . . . Es konnte festgestellt werden, daß die chemisch aktiven Strahlen in der Sargasso-See zu einer größeren Tiefe als 1000 m reichen. Nach sehr vielen Untersuchungen über die vertikale Verteilung der Organismen konnte Dr. Hjort einen gewissen Zusammenhang zwischen dieser

Verteilung und den erwähnten Lichtverhältnissen nachweisen. So kommen z. B. die kleinen pelagischen Fische mit Leuchtorganen und Teleskopaugen hauptsächlich in den intermediären Schichten vor, wo noch die blauen, violetten oder ultravioletten Strahlen auftreten, wo aber die roten Strahlen beinahe völlig fehlen. Er hat ferner gefunden, daß viele charakteristische rote und schwarze Tiere unterhalb des „roten Bezirkes“ leben, wo also die rote Farbe als schwarz wirkt“.

c) Bienen.

Zur Untersuchung der Bienen brachte ich wiederholt (im Juli und im September)[1]) 50—60 Tiere aus dem Stocke in ein Parallelwandgefäß. Nachdem die anfängliche Unruhe vorüber war, liefen die meisten, wenn ich sie an ein nicht von der Sonne beschienenes Fenster brachte, ziemlich gleichmäßig senkrecht nach oben. In diesem Stadium waren sie für die weiteren Versuche besonders geeignet; nach 1 bis $1^1/_2$ Stunden wurden viele matt und fielen zu Boden oder setzten sich in dichten Haufen an eine Stelle der Wand, so daß ich dann die Versuche abbrechen mußte.

Die Neigung, zum Hellen zu laufen, war bei diesen Bienen sehr ausgesprochen: auf eine vor den Behälter gebrachte Taschenlampe eilten sie in großen Mengen zu; fielen Sonnenstrahlen schräg von einer Seite ein, so hatte sich in wenigen Sekunden die Mehrzahl der Tiere an der der Sonne zugekehrten Ecke des Behälters gesammelt.

Brachte ich ein Parallelwandgefäß mit Bienen so in ein passendes Spektrum, daß dessen Strahlen von der Seite her einfielen, so eilten die Tiere aus dem Dunkeln wie aus dem Rot, Blau und Violett schräg nach oben in der Richtung nach dem Gelbgrün bis Grün; im Gelbgrün und Grün liefen sie angenähert senkrecht aufwärts. Bei Verschieben des Spektrums oder des Behälters eilten sie, ganz ähnlich wie die Fliegen und die Schlupfwespen (s. d.), besonders in den ersten Sekunden lebhaft in die Gegend des Gelbgrün bis Grün.

Bei den folgenden Versuchen neigte ich den Behälter mit seinem oberen Rande der Lichtquelle zu, so daß die Glaswand einen Winkel von ungefähr 45° mit der Vertikalen bildete und die Strahlen des Spektrums zum Teile durch den aus grobem Drahtnetz bzw. einer Glasplatte gebildeten Deckel eintraten; ich hielt nun schwarze Kartonstreifen von passender Breite so vor die obere Hälfte des Behälters, daß hier und am Drahtnetze das Licht vom Orange bis Grünblau ausgeschaltet wurde und nur einerseits rote, andererseits blaue und violette Strahlen eintreten konnten, während die untere Hälfte des Behälters von allen Strahlen des Spektrums getroffen wurde. Stets lief die große Mehrzahl der Tiere zum Blau hinauf, nur wenige gingen nach dem für uns viel helleren Rot. Wurde der Kartonstreif so gehalten, daß auf der einen Seite seines Schattens das Gelbgrün, auf der anderen das Violett des Spektrums sichtbar war, so liefen mehr Tiere zum Gelbgrün als zum Violett, doch war der Unterschied nicht so groß wie jener zwischen Blau und Rot. Das Ergebnis solcher Versuche war bei häufiger Wiederholung immer im wesentlichen das gleiche.

1) Da manche Tierarten zu verschiedenen Zeiten verschieden lebhaft auf Licht reagieren, scheint es, schon im Hinblicke auf etwaige Nachuntersuchungen, angezeigt, die Jahreszeit anzugeben, in der die Versuche vorgenommen wurden.

Versuche mit farbigen Glaslichtern stellte ich wieder mit Hilfe der früher beschriebenen photometrischen Vorrichtung (s. p. 610) an; die rechte Hälfte des Behälters wurde mit blauem, die linke mit rotem Lichte bestrahlt. Standen beide Nernstlampen in 75 cm Entfernung, so erschien das Rot meinem helladaptierten Auge deutlich heller als das Blau, die Bienen liefen aber lebhaft nach dem Blau; wurde die Lampe für das Rot auf ca. 20—25 cm herangeschoben, so machte die Mehrzahl der Bienen Kehrt und lief nach der roten Hälfte, sowie aber diese Lampe wieder etwas weiter zurückgeschoben wurde, begannen die Tiere sofort wieder zum Blau zu gehen. Auf diese Weise war es möglich, eine Stellung der Lampen zu finden, bei der die Tiere keine ausgesprochene Neigung zeigten, die rote oder blaue Hälfte vorzuziehen, also eine Art von Gleichung für die Tiere herzustellen. Das Rot war dann stets für mein helladaptiertes Auge viel heller als das Blau. Derartige Versuche nahm ich teils mit solchen Bienen vor, die $^1/_2$—$^3/_4$ Stunde dunkeladaptiert worden waren, teils mit solchen, die ich vor Beginn des Versuches $^3/_4$ Stunde an die Sonne gestellt hatte. Auch die letzteren liefen nach der blauen Hälfte, wenn diese für unser helladaptiertes Auge beträchtlich dunkler war als die rote, und erst dann zur roten, wenn die dem Rot entsprechende Lampe ziemlich nahe herangeschoben und dementsprechend das Rot für unser Auge viel heller wurde.

Unsere Bienen verhielten sich somit in allen hier in Betracht kommenden Punkten im wesentlichen so, wie alle anderen von mir untersuchten Insekten. Zu feineren messenden Untersuchungen waren die bisher von mir benützten Exemplare nicht geeignet, da sie im allgemeinen erst auf verhältnismäßig große Lichtstärkenunterschiede genügend deutlich reagierten; aus diesem Grunde haben auch einige Versuche, die ich über die Wirkung ultravioletten Lichtes anstellte, nur bedingten Wert und können hier übergangen werden.

Von früheren Versuchen, über den Farbensinn bei Bienen Aufschluß zu bekommen, seien zunächst jene von Lubbock (1883) und von Graber (1884) besprochen.

Lubbock war mit den meisten Botanikern und Zoologen der Meinung, daß bei den lebhafter gefärbten Blumen „Farbe, Duft und Honig dazu dienen, die Insekten anzuziehen; es könnte danach kaum ein Zweifel bestehen, daß die Bienen einen Farbensinn besitzen. Nichtsdestoweniger erschien es mir wünschenswert, dies durch den tatsächlichen Versuch zu beweisen, was noch nicht geschehen war". Seine Versuche wurden alle im wesentlichen nach dem gleichen Prinzip angestellt, das durch ein von ihm selbst angegebenes Beispiel erläutert werden möge.

„Ich setzte ... eine Biene zu etwas Honig, den ich auf blaues Papier gelegt hatte, und etwa 3 Fuß davon legte ich eine ähnliche Menge Honig auf orangefarbiges Papier. Nachdem sie 2mal wieder zurückgekommen war, vertauschte ich die Papiere. Sie flog aber wieder zu dem Honig auf dem blauen Papier. Nachdem sie nochmals 3 Besuche gemacht hatte, immer dem blauen Papier, vertauschte ich dieses nochmals, sie folgte wiederum der Farbe, obwohl der Honig an derselben Stelle geblieben war." Am zweitfolgenden Tage flog sie wiederum zum blauen Papier zurück, „darauf vertauschte ich die Papiere, um 8 Uhr 5 Minuten flog sie wieder

an den alten Platz; sie war gerade im Begriff sich niederzulassen, da bemerkte sie die Veränderung der Farbe und eilte, ohne sich einen Augenblick zu bedenken, zum Blau. Keiner, der sie in diesem Augenblicke gesehen hätte, würde den leisesten Zweifel darüber hegen können, daß sie den Unterschied zwischen den beiden Farben gar wohl wahrgenommen hatte."

Aus entsprechenden Beobachtungen an Wespen schloß Lubbock, daß die von ihm untersuchten weniger empfindlich für Farben waren, als die Bienen; „aber ich habe mich doch überzeugt, daß sie nicht farbenblind waren".

Aehnliche Versuche wie Lubbock stellte Forel (vgl. 1910) an, indem er unter anderem eine Hummel an eine blaue Scheibe mit Honig gewöhnte und diese bei verschiedenen Versuchen mit roten Scheiben, mit blauen Streifen und anderem vertauschte. Er schließt aus solchen Versuchen, „daß die Farbe für die Hummel das Wichtigste war". „Der Einfluß der Farbe ist in der Tat frappant, die Hummel vermochte den Honig auf der roten Scheibe nicht einmal dann zu finden, als ich sie dicht heranbrachte, ihr sozusagen den Leckerbissen unter die Nase hielt, sie fuhr fort, mit einer Hartnäckigkeit, die wenig Intelligenz bewies, auf der blauen Unterlage herumzustöbern. Es ist evident, daß die Farbe viel intensiver von ihr empfunden wurde, als die Form des Papiers." (Wie Lubbock meint auch Forel, daß die Wespen den Farben viel weniger Aufmerksamkeit zuwenden, als die Bienen, daß sie dagegen die Oertlichkeiten in erstaunlicher Weise wiederzuerkennen vermögen.)

Ich habe diese beiden Stellen so ausführlich wiedergegeben, weil sie nicht nur eine gute Vorstellung von Lubbocks und Forels Methoden geben, sondern auch zeigen, wie selbst bei so ausgezeichneten Forschern der Irrtum wiederkehrt, daß man auf F a r b e n sinn schließt, weil die Tiere sich verschieden gefärbten Gegenständen gegenüber verschieden verhalten.

Gegen Forels Auffassung erhob Bleuler den Einwand, es könnten bei den fraglichen Versuchen „vielleicht nur Unterschiede der Helligkeitsgrade sein, die von den Insekten wahrgenommen werden". Forel meint dagegen, dieser Einwand hätte nur theoretischen Wert. „Lubbocks Experimente sind so zahlreich und die Wirkungen der Farben auf Bienen und Hummeln so ausgesprochen, daß die Eigentümlichkeiten Farbenblinder nicht genügen, diese Tatsachen zu erklären. So z. B. suchte und fand meine eben erwähnte Hummel, nachdem ich die Honigrationen von dem Koffer entfernt hatte, jedes einzelne blaue Papierstückchen, die in verschiedenen Ecken des Zimmers verstreut waren, mochte die Form der Papierschnitzel und ihre direkte Umgebung noch so verschieden geartet sein. Ein ganz farbenblinder Mensch kann dies nie und nimmer fertig bringen. Ich habe gesehen, wie ein Farbenblinder unfähig war, eine grellrote Rose von ihrem grünen Laube zu unterscheiden, weil für ihn die Rose genau so dunkel erschien, wie ihre Blätter (dagegen hat der Farbenblinde vor den Insekten den Vorzug, die Formen durchaus deutlich zu sehen). Es steht somit für mich fest, daß meine Hummel, wäre sie farbenblind gewesen, die blauen Papierstückchen zwischen so vielen anderen teils helleren, teils dunkleren, teils gleichdunklen Gegenständen nicht mit solcher Sicherheit und Schnelligkeit entdeckt haben würde". (Forel hebt aber hervor, „wenn wir sagen, daß Bienen Farben sehen, so meinen wir damit durchaus nicht, daß sie die Farben genau so sehen wie Menschen, und dies um so weniger, als, wie bereits gesagt, auch die Menschen sie nicht alle gleich sehen".) Es ist von Interesse, daß Forel später eine Methode ausgedacht hat, die den Anforderungen an eine rationelle Farbensinnprüfung besser gerecht würde, als jene früheren: er wollte ein mit Honig bestrichenes blaues oder rotes Papier auf verschiedene Stellen einer Unterlage bringen, welche aus zahlreichen

Feldern bestand, „die durch alle Schattierungen von Grau hindurch sich vom tiefsten Schwarz bis reinsten Weiß abstuften“. Er hoffte so, „genauer zu beweisen, daß nicht Hell oder Dunkel, sondern die Farbe es ist, die hauptsächlich auf das Unterscheidungsvermögen der Bienen einwirkt“. Ein Versuch, der einzige, den er nach dieser Methode anstellte, führte aus hier nicht zu erörternden Gründen nicht zu verwertbaren Ergebnissen.

Graber untersuchte Bienen nach seinem Zweikammersystem und fand unter anderem, daß sie eine deutliche, aber „keineswegs besonders große Helligkeitslust haben“. In zur Hälfte belichteten, zur Hälfte verdunkelten Behältern waren nach 5—10 Minuten im Hellen 4mal mehr Bienen als im Dunkeln. War die eine Hälfte mit dunklem Blau, die andere mit hellem Rot belichtet, so fand er sie im Blau zahlreicher als im Rot. Aus solchen Versuchen schloß er, „daß der Helligkeitsgeschmack gegenüber der Farbenwirkung gar nicht zur Geltung kommt, daß also mit anderen Worten die Reaktions-Resultierende (innerhalb der angegebenen Helligkeitsgrenzen) nur durch die Farbenkomponente bestimmt wird“. In zwei weiteren Versuchsreihen verglich Graber die Wirkung von ultraviolетthaltigem Weiß mit der eines ultraviolettfreien Weiß von größerer Helligkeit. Das eine Mal fand er die Bienen in hohem Grade ultraviolettliebend, das andere Mal war „der Frequenzunterschied ganz unbeträchtlich“. Bei Vergleich zwischen Rot und Schwarz fand er die Bienen im Rot etwas zahlreicher. Aus allen seinen Versuchen schließt er, „daß ultraviolett-haltiges Blau (resp. Weiß) die absolute Lieblings-, dagegen Rot die absolute Unlustfarbe der Biene ist“.

Lubbock war nach seinen Versuchen der Meinung, daß Bienen eine ausgesprochene Vorliebe für Blau hätten, „dann folgt Weiß und sukzessive Gelb, Rot, Grün, Orange“. Graber, der gleichfalls eine Vorliebe der Bienen für Blau annimmt, bestreitet nachdrücklich die Richtigkeit der übrigen Angaben Lubbocks. So bezeichnet er das Ergebnis eines Lubbockschen Versuches in bezug auf das Verhältnis zwischen Weiß und Blau als „ganz wertlos“, insofern nach diesem Weiß nur wenig mehr als die „Unlustfarbe“ Rot besucht war, „während es sogar in Wirklichkeit dem Blau in entschiedenster Weise vorgezogen wird; ebenso muß ich auf Grund meiner Versuche Lubbocks Folgerungen bezüglich der relativen Frequenz von Rot, Gelb und Grün als dem tatsächlichen Verhalten nicht entsprechend bezeichnen, insbesondere, daß Grün dem Rot nachgesetzt werden soll“.

Kellog berichtete [1904, zitiert nach Loeb [1])], daß Bienen, wenn sie sich zum Hochzeitsfluge bereiten, stark heliotropisch seien. Einen Kasten, in dem solche Bienen bereit waren, das Nest zu verlassen, setzte er von oben einfallendem Lichte aus; die Tiere liefen alle nach oben, „ihr ausgesprochener positiver Heliotropismus verhinderte sie, den Kasten zu verlassen und den Hochzeitsflug und die Begattung auszuführen“ (Loeb). Meine Versuche zeigen, daß die Neigung der Bienen, zum Hellen zu gehen, nicht auf die Zeit des Hochzeitsfluges beschränkt ist.

Lubbocks und Forels Annahme einer „Blauvorliebe“ der Bienen bedarf keiner Widerlegung mehr, nachdem ich durch Versuche am Spektrum gezeigt habe, daß unter sonst gleichen Verhältnissen die

---

1) Loeb verweist für Kellogs Arbeit (1906, 1911) auf „Science, 1904“. Ich habe dort die Angaben Kellogs leider nicht finden können.

Bienen nicht zum Blau, sondern zum Gelbgrün gehen. Grabers Anschauungen über „Farbengeschmack", „Rotscheu", „Blauvorliebe" etc. erledigen sich durch den von mir erbrachten Nachweis, daß man durch passende Aenderung der Lichtstärken jederzeit nach Belieben die „Rotscheu" in „Rotvorliebe" und gleichzeitig die „Blauvorliebe" in „Blauscheu" verwandeln oder aber Gleichgültigkeit der Bienen gegenüber beiden farbigen Lichtern herbeiführen und innerhalb gewisser Grenzen schon im voraus angeben kann, wann die Umkehr des „Farbengeschmackes" eintreten wird: denn auch die Bienen verhielten sich bei allen meinen Versuchen ungefähr so, wie total farbenblinde Menschen sich verhalten würden, die, unter gleiche Bedingungen gebracht, immer nach den für sie jeweils hellsten Stellen zu gelangen sich bemühten. (Meine neuen Versuche (1911) bei Fischen [s. dort] mit Attrappen und kontinuierlich variablen Reizlichtern zeigen den Weg, auf dem entsprechende Beobachtungen auch an Bienen angestellt werden können. Ich hoffe darüber bald berichten zu können.)

Noch in anderer Weise ist die Frage nach einem etwaigen Farbensinne bei Bienen in Angriff genommen worden.

Seit mehr als hundert Jahren wird die Meinung nachdrücklich vertreten, die Bienen müßten einen guten Farbensinn haben, weil sie zum Teile lebhaft gefärbte Blumen besuchen und die Annahme viel für sich zu haben scheint, daß die Farben der letzteren sich eben im Zusammenhange mit dem für ihre Befruchtung nötigen Bienenbesuche entwickelten. Ich will versuchen, einen Ueberblick über die Geschichte der einschlägigen Probleme zu geben, soweit diese für die uns hier in erster Linie beschäftigenden Fragen von Interesse scheint.

Der erste, der die Blumenfarben mit dem Insektenbesuche in Zusammenhang brachte, war Chr. R. Sprengel (1793); er meinte, das Insekt werde aus der Ferne von der Farbe der ganzen Blume angelockt, in der Nähe zeigten ihm farbige Streifen und Flecke den Weg zu den Honigbehältern. Die große Verbreitung, deren eine solche Betrachtungsweise sich heute erfreut, scheint auch darauf zurückzuführen, daß Darwin sich in dem gleichen Sinne aussprach („ich glaube nicht, daß Sprengels Ansicht auf Einbildung beruht, daß die hellen und augenfälligen Blumen zur Anlockung der Insekten aus der Ferne dienen"); auch bemühte er sich zum ersten Male, Sprengels Hypothese durch Versuche zu stützen (1876): an Lobelien, deren Blumenblätter er abgeschnitten hatte, sogen die Bienen nicht mehr, so daß es schien, als erkännten sie jene nur an ihren farbigen Blättern.

Unter den älteren Botanikern ist vor allem Hermann Müller (1873) auf Grund umfassender Beobachtungen für die Lehre von der anziehenden Wirkung der Blumenfarben eingetreten mit den Worten: „Unter übrigens gleichen Bedingungen wird eine Blumenart um so reichlicher von Insekten besucht, je augenfälliger sie ist". (Zu wesentlich gleichen Ergebnissen kam in den letzten Jahren Wery [1904].) H. Müller betonte aber nachdrücklich, daß neben der Blütenfarbe auch andere Faktoren ins Spiel kommen: „es läßt sich sogar durch direkte Beobachtung des Insektenbesuches feststellen, daß Blumenduft ein weit kräftigeres Anlockungsmittel ist, als bunte Farbe".

Die Unhaltbarkeit der noch immer verbreiteten Annahme, die Bienen zeigten eine Vorliebe für bestimmte Farben, habe ich schon

im vorhergehenden dargetan. Die Meinung, im Verhalten der Insekten gegenüber den Blumen komme eine „Bewunderung“ ihrer Farbe zum Ausdrucke, geht nach Plateau auf Beobachtungen an Syrphiden durch H. Müller zurück, der diese vor den Blumen 10 Sekunden und noch länger schweben sah, „wie wenn sie sich an deren Anblick weiden“. Plateau selbst (1900) zeigte demgegenüber, daß die Syrphiden durchaus nicht etwa nur vor farbigen, sondern in gleicher Weise auch vor grünen, sich kaum vom Laube abhebenden Blüten, vor Blättern, braunen Aesten, ja vor beliebigen Gegenständen, wie einem Stocke oder dem vorgehaltenen Finger etc., schweben; es könne also nicht angenommen werden, daß das Schweben jener Insekten vor den Blumen Freude oder Bewunderung an der Blumenfarbe zum Ausdrucke bringen müsse.

Die Meinung ist verbreitet, daß die bunten Blütenfarben „wie Eisenbahnsignale“ (Kerner) oder wie „Wirtshausschilder“ (Errera) wirken, daß sie „gleich einer aufgepflanzten Fahne die Aufmerksamkeit von weit her auf sich zu lenken vermögen“ (Exner). Forel (vgl. 1910), einer der ausgesprochensten Gegner Plateaus, ist einig mit ihm im Kampfe gegen die Auffassung, nach der die bunten Farben der Blumen gewissermaßen ein Lockmittel für die Insekten bildeten, die für solche eine bestimmte Vorliebe haben sollten. „Die Farbe bildet ein Merkzeichen, aber keine Anziehung an und für sich für das Insekt.“ Doch wendet er sich gleichzeitig gegen Plateau mit den Worten: „zuerst meinte Plateau, es wäre der Geruch und nicht die Farbe, der die Insekten anzöge. Er hat dabei mein wichtiges, oben angeführtes Versuchsergebnis, daß Hummeln, denen Antennen, Taster, Mund und Pharynx entfernt worden waren, ohne Zögern immer wieder zu ihren Blumen zurückkehrten, gänzlich außer acht gelassen“.

Wie Plateau kam auch schon Bonnier (1879) bei statistischen Untersuchungen über die Anziehungskraft farbiger Blumen zu entgegengesetzten Ergebnissen, wie H. Müller: „Unter gleichen Bedingungen sind die am stärksten gefärbten Blumen nicht auch die am stärksten von den Insekten besuchten.“ Auch er betont, aus Lubbocks Versuchen sei nur zu schließen, daß die Bienen sich daran gewöhnen könnten, einen bestimmten Farbenton wiederzuerkennen; aber sie gewöhnten sich ebensowohl an eine unscheinbare wie an eine leuchtende Farbe.

Lubbock hatte sich den Einwand gemacht, wie es denn komme, „wenn zunächst Blau und dann Hellrot die Lieblingsfarben der Bienen sind, und wenn diese Tiere so viel mit dem Ursprunge der Blumen zu tun haben, daß blaue und hellrote Blumen verhältnismäßig so selten sind“. Es ist interessant, daß der sonst so bedächtige Forscher hier zu dem folgenden Erklärungsversuche greift: „die Antwort scheint mir dahin lauten zu müssen, daß alle blauen Blumen von rot blühenden Vorfahren abstammen, diese von gelben, während anfänglich alle einmal grün gewesen sind, und daß dieselben durch einen Zustand der gelben und gemeinlich, wenn nicht immer, der roten Farbe hindurchgehen mußten, bevor sie blau wurden“.

Die folgenden Zahlen, die Lubbock für seine Anschauung anführt, scheinen mir wenig überzeugend zu sein: „und wenn es nun auch wahr ist, daß es verhältnismäßig wenig blaue Blumen gibt, so finden wir doch, wenn wir nur diejenigen betrachten, bei welchen der Honig versteckt liegt, und welche, wie wir wissen, besonders auf den Besuch von Bienen und Schmetterlingen eingerichtet sind und von diesen aufgesucht werden, einen größeren Bruchteil darunter. So waren von 150 Blumen

mit verstecktem Honig, die Müller in den Schweizer Alpen beobachtet hat, 68 weiß oder gelb, 52 mehr oder weniger rot und 30 blau oder violett."

Auch die Angaben über die Bevorzugung verschiedener Blumenfarben durch die Bienen stimmen keineswegs überein; so schrieb Müller (1881) in seinem bekannten Werke über die Alpenblumen, für die Bienenblumen stelle sich ein so bedeutendes Uebergewicht der roten, violetten und blauen oder mit einer dieser Farben gezeichneten über die gelben und weißen heraus, „daß wir an einer Bevorzugung der ersteren Farben seitens der langrüsseligen Bienen kaum zweifeln können". Graber berechnet aus einer Uebersicht über alle deutschen Bienenblumenarten, daß „die Artenzahl der weißen und gelben Bienenblumen relativ nicht auffallend kleiner ist als jene der roten, blauen und violettfarbigen". Gustav Jäger (zit. nach Graber) aber gab an, daß die weißen Blüten (nicht Bienenblumen) den zahlreichsten Besuch von Insekten haben, und schloß daraus auf schwach entwickelten Farbensinn bei den meisten Insekten und daß auf sie „weniger die Farbe als die Helligkeit der Blüten" wirke. Nach Bulman (1899) ist es „absolut gleichgültig, ob eine Blume blau, rot, rosa, gelbweiß oder grün aussieht, wenn sie nur Honig enthält". Plateau wies (1897, vgl. 1907) darauf hin, daß es zahlreiche entomophile Pflanzen mit grünlichen, wenig sichtbaren, und mit ganz grünen Blüten gibt, die doch im allgemeinen rasch von Insekten aufgefunden und ebenso gut besucht werden wie die Blumen mit augenfälligen Farben; er stellt etwa 150 solcher Pflanzenarten zusammen.

Auf der anderen Seite bemerkt Went in einem Aufsatze über Zwecklosigkeit in der lebenden Natur (1907), daß es „durch ihre Farben augenfällige Blumen gibt, welche dennoch nicht von Insekten bestäubt werden", wo also die Insekten angelockt würden, obschon diese Anlockung, z. B. bei Erbsen oder *Oenothera biennis*, vollkommen zwecklos sei, da hier nur Selbstbestäubung vorkommt. Bei *Oenothera* erfolgt diese in der Frühe innerhalb der geschlossenen Knospe selbst; die hellgelbe Blüte entfaltet sich erst später am Tage, „viele Abendfalter werden von dieser, sowie von dem Duft angezogen; . . . aber die ganze Einrichtung ist vollkommen zwecklos, denn die Bestäubung hat schon lange stattgefunden." Auch unter den kleistogamen Blüten, die nach jener verbreiteten Meinung stets unscheinbar sein müßten, zählt er solche mit sehr hell gefärbten und augenfälligen Korollen auf, ebenso unter jenen mit Parthenogenese oder Apogamie.

Auch Kirchner führt (1911) eine Reihe von Beispielen an, wo grünliche Blüten einen den Schlupfwespen ausgesprochen angepaßten Bau zeigen. Auch die südeuropäische Knollenlilie (*Hermodactylus tuberosus*) besitzt „fast ganz hellgrüne Blumen, die nur an den Enden der drei zurückgeschlagenen äußeren Blütenblätter je einen großen violettschwarzen Fleck tragen". Ferner zeige eine mexikanische Myrsinacee „an die Befruchtung durch Fleischfliegen angepaßte Blumen von intensiv grüner Farbe". Andererseits hebt Kirchner hervor, „daß die Fähigkeit zur Ausbildung anderer als grüner Farbstoffe an den Blüten, das Erscheinen gelber, weißer und roter Farben, schon bei den Anemogamen zu beobachten und hier sicher unabhängig von irgendwelchem Einflusse von Insekten ist". Nach Giltay (1904) verliert eine Mohnblume, der man die Blütenblätter nimmt, zum

größten Teile ihre Anziehungskraft für Bienen und Hummeln. KURR (1833) fand dagegen (nach PLATEAU) bei 32 Pflanzenarten, deren Blumenkronen er entfernt hatte, keinen Unterschied in der Menge der Samen, und BONNIER zählt eine Reihe von Blumen auf, die von den Bienen nach Abfallen der Blumenkronen besucht werden, sofern noch Nektar vorhanden ist. Hierher gehört auch eine Beobachtung DARWINS, nach der bunte Blüten (von *Linaria cymbalaria* u. a.) erst von dem Augenblicke an stark besucht werden, wo sie Nektar abzusondern beginnen.

DETTO fand (1905), daß die auf eine bestimmte Blütenart eingeflogenen Bienen weiterhin auch auf andere, aber gleichfarbige, zwischen den ersteren befindliche Blüten fliegen. Er meint, dies beweise direkt den Farbensinn der Tiere, „weil sie erst in unmittelbarer Nähe, nach Perzeption des fremdartigen Duftes, auf den Blütenunterschied reagieren“. Nach meinen früheren Ausführungen brauche ich nicht mehr darauf hinzuweisen, daß solches Verhalten nicht als Beweis für Farbensinn gelten kann; denn es können auch Helligkeitsunterschiede bzw. Helligkeitsgleichheiten für das Verhalten der Bienen bei den fraglichen Versuchen maßgebend sein.

DETTO meint, bei Farbenblumen bewirke normalerweise hauptsächlich die Krone den Anflug auf die einzelne Blüte, doch wirkten unter Umständen auch andere Merkmale der Blüten mit, so daß die Entfernung der bunten Kronenteile nicht unbedingt den Besuch aufhören lasse.

Den oben angeführten Versuchen DARWINS an *Lobelia* stehen solche mit entgegengesetzten Ergebnissen von PLATEAU gegenüber, die ihrerseits wieder von REEKER (1898), KIENITZ-GERLOFF (1898, 1903) u. a. beanstandet bzw. eher als Beweis für die Anziehungskraft der Blütenfarbe aufgefaßt werden.

DETTO (1905) meint, so widersprechende Angaben, wie z. B. jene bezüglich der Wirkung des Wegschneidens der Blätter von *Lobelia* bei DARWINS Versuchen, könnten möglicherweise durch die Annahme erklärt werden, daß die Farben nur notwendig seien für das Herbeilocken der ersten suchenden Bienen, der „Neulinge“, aber nicht mehr unbedingt für die einmal eingeflogenen Tiere; so werde man nach Abschneiden der blauen Lobelienunterlippe zwar zunächst keine Biene dahin fliegen sehen, nach einiger Zeit aber würden sich einige, nach und nach mehrere Bienen finden, die nun auch die kronenlosen Blüten nach dem Geruche auffänden.

Endlich sei noch einiger interessanter Experimente gedacht, mit deren Hilfe man in den letzten beiden Dezennien die beim Blumenbesuche der Bienen in Betracht kommenden Umstände aufzudecken bemüht war. Aus früherer Zeit lag (außer den schon erwähnten) fast nur ein Versuch von NÄGELI (1865) vor, der, ohne genauere Angaben über die Art der gewählten Insekten und Blumen zu machen, mitteilte, daß unter den von ihm benützten künstlichen Blumen die Insekten fast nur jene besuchten, in die er vorher riechende Stoffe gebracht hatte. Unabhängig von ihm kam später PLATEAU (vgl. 1907) bei ähnlichen Versuchen zu ähnlichen Ergebnissen. Dagegen wurden bei den von WERY (1904) gewählten Versuchsbedingungen die Bienen von künstlichen Blumen in gleichem Maße angezogen wie von natürlichen, unter Glasglocken gehaltenen. BONNIER (1879) verteilte rote, grüne, gelbe und weiße Platten auf einer Grasfläche; die Tiere flogen

in angenähert gleicher Zahl zu den verschiedenen Farben, vom Grün wurden sie nicht weniger angezogen als vom Rot auf dem gleichen grünen Grunde.

Lubbock erhob gegen diese Methode eine Reihe von Einwänden und modifizierte den Versuch in der folgenden Weise: Er beklebte Glasstreifen von Form und Größe unserer Objektträger mit blau bzw. grün, orange, rot, weiß oder gelb gefärbtem Papier, legte sie etwa einen Fuß voneinander entfernt auf den Rasen und brachte auf jeden einen zweiten Glasstreifen mit einem Tropfen Honig. Daneben wurde noch ein farbloser Streifen mit einem ähnlichen Tropfen Honig gelegt. Eine Biene war daran gewöhnt worden, um des Honigs willen dahin zu fliegen. „Mein Plan war nun, wenn die Biene zurückkam und etwa 1/4 Minute gesogen hatte, den Honig wegzunehmen, worauf sie zu einem anderen Glase flog, dann nahm ich diesen weg, und sie flog zu einem dritten usf. Auf diesem Wege — denn die Bienen saugen in der Regel 3—4 Minuten — veranlaßte ich sie, nacheinander alle Tropfen zu besuchen, ehe sie zum Nest zurückkehrte. Wenn sie weg war, legte ich alle oberen Gläser mit Honig um und versetzte auch die farbigen Gläser. Es wurde nun die Reihenfolge verzeichnet, in der die Biene zu den verschiedenen farbigen Gläsern flog.“ Unter 100 Runden suchten die Bienen in 74 Fällen das Blau als eines der ersten drei auf und nur in 26 Fällen als eines der letzten vier. Dagegen besuchten sie das farblose Glas als eines der ersten drei nur in 25 Fällen, als eines der letzten vier in 75 Fällen.

Seit dem Jahre 1895 hat F. Plateau in Gent über zahlreiche, sorgfältige und in der mannigfachsten Weise immer aufs neue variierte Versuche auf dem uns beschäftigenden Gebiete berichtet. Seine Arbeiten regten andere Forscher zu ähnlichen Experimenten an, deren Ergebnisse vielfach zu jenen Plateaus in Widerspruch stehen. Wir können hier nicht auf die Einzelheiten dieser interessanten Erörterungen eingehen, durch die das verwickelte Problem nach mancher Richtung geklärt wurde; einige der wichtigeren Punkte sind folgende:

Zahlreiche Versuche mit künstlichen Blumen hatten Plateau zu der Ueberzeugung geführt, daß bei genügender Ausschaltung störender Nebenumstände die Insekten in der Regel nicht nur farbigen Papieren und bunten Stoffen, sondern auch gut nachgemachten künstlichen Blumen gegenüber sich durchaus gleichgültig verhalten. Perez, Andreae, Wery u. a. kamen aber bei solchen Experimenten zu anderen Ergebnissen. Versuche von Perez (1897), nach welchen es gelingen sollte, verschiedene Insekten (Fliegen und Schmetterlinge) durch lebhaft gefärbte, auf Baumblätter gelegte Stoff- und Papierstücke zu täuschen und anzuziehen, wurden von Plateau (1900) mit mannigfachen Variationen wiederholt. Er stellte solche z. B. mit verschieden gefärbten Stoffstücken an, die neben sichtbaren und neben verdeckten Blüten aufgehängt wurden, ferner mit den bekannten farbigen glänzenden Kugeln, die als Christbaumschmuck dienen; dabei fand er die Anziehung durch die farbigen Stoffe so gering, daß man daraus „unmöglich ein Argument für die Anziehung dieser Tiere durch die Blumen herleiten kann“. Die bunten Stoffe zogen die Insekten in der Nachbarschaft verdeckter Blumen ebensowenig an wie neben sichtbaren Blumen; die hellleuchtenden Gegenstände mit Metallglanz schienen die Tiere etwas mehr anzuziehen; man könne daraus schließen, daß die Anziehung, die gelegentlich andere Gegenstände als die Blumen ausüben, wahrscheinlich durch Verschiedenheit der zurückgeworfenen Lichtmengen bedingt sei.

Exner (1910) befestigte an Grashalmen auf einem Bergabhange „verknüllte Schnitzelchen farbigen Papiers“, wobei er solche Farben wählte, wie sie annäherungsweise einer der vielen dort blühenden Blumen entsprachen. „Ein Insekt, von einer dieser Blumen zur anderen fliegend, nahm verhältnismäßig häufig seinen Weg nach meinen Schnitzelchen, augenscheinlich getäuscht. Soviel ich mich erinnere, hat es sich nie auf das Papier gesetzt, ist aber bis auf Zentimeter nahe gekommen, vielleicht auch auf Bruchteile eines Zentimeters. Diese Täuschungen können nur durch die Farbe bedingt gewesen sein.“

Andreae (1903) meint, ein wesentlich verschiedenes Verhalten der „hoch differenzierten und der biologisch niederen Insekten annehmen zu können“. Erstere (zu welchen er die Bienen zählt) sollen durch die Farbe aus der Entfernung, durch den Duft aus der Nähe angelockt werden, während „die Wirkung dieser anziehenden Faktoren bei den biologisch niederen Insekten eine entgegengesetzte“ sein soll.

Versuche über den Insektenbesuch „maskierter“ Blumen führten zu Meinungsverschiedenheiten zwischen Forel (dem sich neuerdings Lovell (1909) im wesentlichen anschließt) und Plateau. Letzterer beobachtete, daß die Insekten auch solche maskierte Blumen aufsuchen, während Forel es bestreitet, sofern nur die Blumen völlig maskiert seien; Plateaus Ergebnisse seien aus nicht genügend vollständiger Maskierung zu erklären. Gegen andere Versuche Plateaus erhebt er den Einwand, dieser habe das große Ortsgedächtnis der Bienen nicht genügend berücksichtigt, das z. B. oft überraschend darin zum Ausdrucke komme, daß Bienen und Wespen, wenn sie etwa an einer bestimmten Stelle Honig gefunden hatten, später wieder an genau die gleiche Stelle zurückkehren und den Honig nicht wieder finden, wenn man ihn nur eine kleine Strecke weit von dieser entfernt. Aehnliches wird beobachtet, wenn etwa ein Bienenstock nur etwa 2 m verschoben wird: die heimkehrenden Bienen fliegen dann in großen Mengen dahin, wo der Stock früher gestanden hatte (auch für Vögel (Seeschwalbe) werden von Watson entsprechende Angaben gemacht).

Die Wiederholung der Versuche, die Andreae und Wery mit Blumen unter Gläsern angestellt hatten, führten Plateau zu dem Ergebnisse, daß dieselben bei Vermeidung gewisser Fehlerquellen nicht sowohl gegen, als für seine Ansicht sprechen. Wie verwickelt die Frage durch Nebenumstände werden kann, zeigte Plateau unter anderem durch den Nachweis, daß künstliche Blumen vielfach unter Benützung natürlicher (getrockneter) Fruchtböden hergestellt und mit duftenden Stoffen getränkt werden, so daß auch hier der Besuch der Insekten nicht notwendig durch die Farbe der künstlichen Blumen herbeigeführt zu sein braucht.

Nach seinen durch mehr als 10 Jahre fortgesetzten Untersuchungen kommt Plateau (1907) zu dem Ergebnisse, daß „in den Beziehungen zwischen den befruchtenden Insekten und den entomophilen Pflanzen die mehr oder weniger lebhafte Färbung der Blumenorgane nicht die hervorragende Rolle spielt, die Sprengel, H. Müller und ihre zahlreichen Anhänger ihr zuschrieben. Alle Blumen in der Natur könnten grün wie die Blätter sein, ohne daß ihre Befruchtung durch die Insekten dadurch beeinträchtigt würde. Der bei den meisten Insekten so ausgebildete Geruchssinn ist durchaus kein akzessorischer Faktor, sondern wahrscheinlich der hauptsächliche Sinn, mit dessen Hilfe sie die Blumen entdecken, die Pollen oder Nektar enthalten.“

Schon dieser Ueberblick über den Stand des Problems zeigt, wie verwickelt die hier zu lösenden Aufgaben sind und wie wenig die ermittelten Tatsachen zu einer Antwort auf die uns in erster Linie beschäftigende Frage nach einem Farbensinne der Bienen genügen. Der Wert so zahlreicher Beobachtungen und mühsamer Experimente wird wesentlich dadurch beeinträchtigt, daß auch sie fast ausnahmslos ohne Kenntnis der Farbenphysiologie angestellt wurden. Es ist mir bei Durchsicht der umfangreichen einschlägigen Literatur keine einzige Tatsache bekannt geworden, die vom Standpunkte der wissenschaftlichen Farbenlehre das Vorhandensein von Farbensinn bei Bienen auch nur wahrscheinlich machte. Bei meinen eigenen Versuchen verhielten auch die Bienen sich wie alle anderen von mir untersuchten Wirbellosen und so, wie es der Fall sein muß, wenn ihre Sehqualitäten ähnliche oder die gleichen sind, wie die eines total farbenblinden Menschen. Unter allen in der angedeuteten Richtung bisher von Zoologen und Botanikern erhobenen Befunden ist keiner, der dem widerspräche.

Es ist wohl verständlich, daß jener geistvolle Versuch Sprengels, die Farben der Blumen mit dem Besuche der Insekten in Zusammenhang zu bringen, starken Anklang finden konnte, um so mehr, als er bis jetzt den einzigen Anhaltspunkt für das Verständnis der Entwicklung der Blumenfarben zu bieten scheint. Diese Hypothese setzt aber voraus, daß die Farben von den besuchenden Insekten, wenn nicht genau gleich, doch wenigstens bis zu einem gewissen Grade ähnlich gesehen werden, wie von uns; denn wenn die Farbenwahrnehmungen der Insekten von den unserigen wesentlich verschieden und von solcher Art sind, daß wir uns gar keine Vorstellung von ihnen machen können, dann dürfen wir, meine ich, auch nicht schließen, daß Farben, die für unser Auge auffallend oder anziehend sind, es auch für die Bienen sein müßten. Das Vorhandensein eines dem unserigen auch nur entfernt ähnlichen Farbensinnes bei den Bienen ist aber durch meine Untersuchungen endgültig ausgeschlossen.

Auf der anderen Seite bedarf es keiner Betonung, wie wenig wahrscheinlich die Annahme eines von dem menschlichen von Grund aus verschiedenen und zu ihm in keiner Weise in Beziehung zu bringenden Farbensinnes bei den Bienen wäre, nachdem meine Versuche gezeigt haben, wie groß die Aehnlichkeit der relativen Helligkeitswerte verschiedener farbiger Lichter für alle bisher untersuchten Insekten mit jenen für das total farbenblinde Menschenauge ist.

Wir müssen wohl auch vorsichtig sein mit der Annahme, daß leuchtende Farben, welchen wir in der organischen Natur begegnen, sich entwickelt haben müßten, um gesehen zu werden; wie das Grün der Blätter, das Rot des Blutes, das Goldgelb des Dotters, das Grün der Gräten mancher Fische (*Zoarces vivip.*) gewiß nicht, um gesehen zu werden, zur Ausbildung kamen, ebenso mögen auch bei anderen organischen Gebilden Färbungen unabhängig von einem etwaigen Farbensinne bestimmter Lebewesen und durch Umstände sich entwickelt haben, die wir heute noch nicht genügend übersehen können.

d) Ameisen.

Unsere Kenntnisse vom Lichtsinne bei Ameisen verdanken wir in erster Linie den Arbeiten von Lubbock (1874—1881), Forel (1878—1886) und Graber (1884).

Lubbock beobachtete, daß die Tiere im Neste sehr lichtscheu sind, sich vorwiegend an den dunkelsten Stellen sammeln und ihre Puppen an diese tragen. Legte er verschiedenfarbige Glasstreifen auf ein Nest von *Formica fusca*, so sammelten die Tiere sich unter den verschiedenen Streifen in verschiedener Zahl: bei 12 Beobachtungen waren im Ganzen unter dem Rot 890, unter dem Grün 544, unter dem Gelb 495 und unter dem Violett nur 5 Tiere. Ich brauche nicht zu wiederholen, aus welchen Gründen solche Versuche mit farbigen Glaslichtern für die uns in erster Linie beschäftigenden Fragen nach dem Helligkeitswerte der verschiedenen Strahlungen nur von sehr bedingtem Werte sein können. Im Spektrum pflegten die Ameisen ihre Puppen aus dem Violett und Ultraviolett ins Rot zu tragen. Wurde über einen Teil dieses Rot ein Geldstück gelegt, so war der Raum unter der Münze noch dichter besetzt als der übrige. Meist wurden die Puppen in den dunklen Raum jenseits des Rot getragen, zuweilen aus dem Violett zunächst ins Rot und Gelb, nachher von da ins Dunkel jenseits des Rot gebracht. Lubbock schloß aus seinen Versuchen, daß „die Sehgrenzen der Ameisen am roten Ende des Spektrums annähernd die gleichen sind, wie für unser Auge, daß sie für die ultraroten Strahlen nicht empfindlich, dagegen höchst empfindlich für die ultravioletten Strahlen sind, welche unser Auge nicht wahrnehmen kann“.

Zu wesentlich gleichen Ergebnissen wie Lubbock kam Forel.

Graber, der Arbeiter von *Tetramorium caespitum* untersuchte, fand, daß diese sich verschieden verhielten, je nachdem sie sich mit ihrem gewöhnlichen Medium (Erde) und mit ihrer Brut in Berührung befanden oder nicht. In letzterem Falle gingen sie zum Hellen, während sie in den beiden ersten Fällen in sehr ausgesprochener Weise das Dunkle aufsuchten. Bei den hauptsächlich unter diesen letzteren Bedingungen angestellten Versuchen mit farbigen Lichtern brachten die Ameisen auch bei Wahl zwischen sehr dunklem Blau und hellem Rot die Puppen unter letzteres; daraus schloß Graber, wieder zu Unrecht, daß hier „der Helligkeitsgeschmack gegenüber dem Qualitätseinflusse gar nicht zur Geltung kommt“. In anderen Versuchen bestätigte er im wesentlichen Lubbocks Angaben über das Verhalten der Ameisen gegenüber ultravioletten Strahlen.

Loeb (1890) fand die geflügelten Ameisen energisch positiv heliotropisch und ist der Meinung, der Hochzeitsflug derselben sei eben hierdurch bedingt, indem das Sonnenlicht zur Zeit der Geschlechtsreife die Flugbewegungen bei den Ameisen auslöse. Bei Versuchen mit roten und blauen Gläsern fand er die blauen Strahlen vorwiegend wirksam. (Bei den Arbeiterinnen war zur Zeit des Hochzeitsfluges kein Heliotropismus nachweisbar.) —

Die mitgeteilten Untersuchungen genügen natürlich nicht für ein abschließendes Urteil über den Lichtsinn der Ameisen, doch liegt nach allen bisher bekannt gewordenen Befunden die Vermutung nahe, daß auch bei ihnen die Sehqualitäten keine wesentlich anderen sein dürften, als bei den übrigen Insekten. Mit Hilfe der von mir für lichtscheue Arthropoden entwickelten messenden Methoden (s. p. 637) wird es nicht schwer sein, auch auf diese Fragen Antwort zu erhalten.

Wahrnehmung des Ultraviolett.

Die ersten Beobachtungen über die Wirkung ultravioletten Lichtes auf Ameisen verdanken wir Lubbock (1884). Die Nester der Ameisen (meist *Formica fusca* und *Lasius niger*) wurden in zwei miteinander verbundene Hälften geteilt und die eine mit dem Lichte eines Magnesiumfunkens, die andere mit einer Natronflamme (Bunsenbrenner) belichtet. Die Ameisen, die bekanntlich ihre Puppen immer in den dunkelsten Nestteil bringen, trugen sie in dem vorliegenden Versuche in die von Natronlicht belichtete Hälfte, auch dann, wenn das Licht der anderen durch Abrücken des Magnesiumfunkens so schwach gemacht wurde, daß man die Puppen hier kaum sehen konnte, während jene auf der Natronlichtseite deutlich sichtbar waren. Wurde das ganze Nest mit dunkelviolettem Glase bedeckt, die eine Hälfte außerdem mit einer 1 Zoll hohen Schicht von Schwefelkohlenstoff (der die ultravioletten Strahlen zum großen Teile absorbiert), so sammelten sich alle Ameisen in der letzteren. Ja, selbst wenn ein Teil des Nestes mit dem violetten Glase, der andere nur mit dem Schwefelkohlenstoffe verdeckt war, gingen die Ameisen in den letzteren. Wurde aber die eine Hälfte mit Schwefelkohlenstoff, die andere mit rotem, gelbem oder grünem Glase bedeckt, so gingen die Ameisen unter diese farbigen Gläser. Dies war auch der Fall, wenn neben den drei genannten farbigen Gläsern ein violettes lag; wurde aber dieses mit Schwefelkohlenstoff bedeckt, so sammelten sich die Ameisen unter ihm. War die eine Hälfte des Behälters mit einer 1 Zoll dicken Schicht von Schwefelkohlenstoff bedeckt, die andere mit einer $^1/_4$ Zoll dicken Schicht einer gesättigten dunkelgrünblauen (für Ultraviolett durchlässigen) Lösung von Chromalaun oder von Chromchlorid, so ging, trotzdem diese Lösungen uns viel dunkler erscheinen als der angenähert farblose Schwefelkohlenstoff, doch meist die Mehrzahl der Ameisen unter letzteren.

Diese in durchaus zweckmäßiger Weise angestellten Versuche Lubbocks[1]) wurden von Forel vielfach variiert und bestätigt. Bei einem Versuche mit *Camponotus ligniperdus,* wobei die eine Hälfte des Behälters mit einer 3,8 cm dicken, für Ultraviolett wenig durchlässigen Aeskulinlösung, die andere mit einem „dunklen, kobaltvioletten“ Glase bedeckt war, sammelten sich die Tiere unter der für uns viel helleren Aeskulinlösung. Forel schreibt dazu: „Die ultravioletten Strahlen allein genügten, wie man sieht, um auf die Ameisen nahezu dieselbe Wirkung wie volles Sonnenlicht auszuüben.“ Wesentlich ist der von Forel durch seine Versuche mit Ausschalten der Augen (durch Lackieren) erbrachte Nachweis, daß die Ameisen das ultraviolette Licht hauptsächlich mittels der Augen wahrzunehmen scheinen.

Meine oben mitgeteilten Befunde über die Fluoreszenz bei Insektenaugen zeigen, in welcher Richtung neue Untersuchungen über die Wirkung ultravioletten Lichtes bei Ameisen anzustellen sein werden.

Im folgenden gebe ich einen Ueberblick über weitere den Lichtsinn bei Insekten betreffende Literaturangaben. Es sind im wesentlichen Einzelbeobachtungen, die wiederum ohne Kenntnis der wissen-

1) Loebs Aeußerung (1911), die Versuche Lubbocks seien ohne genügende Sachkritik und technische Hilfsmittel angestellt, ist nicht zutreffend. Auch seine Angabe, die Untersuchung der Wirkung ultravioletter Strahlen sei „erst mit der Einführung der Quarzquecksilberlampe von Heraeus möglich geworden“, widerspricht, wie wir sahen, den Tatsachen.

schaftlichen Farbenlehre angestellt sind und kein Urteil über die Sehqualitäten der untersuchten Tiere und deren Beziehungen zu den menschlichen gestatten; die von Laien aus solchen Befunden gezogenen Schlüsse über Farbensehen bei Insekten sind sämtlich unhaltbar.

Zunächst seien die wesentlicheren Daten von GRABERS Versuchen mit verschieden hellen farblosen und mit farbigen Glaslichtern angeführt („Zweikammermethode").

Die Larven von *Libellula depressa* fand er „lichtscheu und blauscheu"; bei Wahl zwischen ultravioletthaltigem und ultraviolettfreiem Blau wurde letzteres vorgezogen. „Rot ist die absolute Lust- und ultravioletthaltiges Blau die absolute Unlustfarbe."

Agrion puella fand er hellliebend. „Rot muß bei diesen Libellen ein Ekelgefühl hervorrufen." „Reines Blau als solches ist ihr viel angenehmer, als Weiß." Gegen Ultraviolett war sie so gut wie ganz unempfindlich.

Blatta germanica fand GRABER dunkelliebend und blauscheu. „Ultravioletthaltiges Blau stellt für sie die absolute Unlustfarbe, Rot, event. Gelb die absolute Lustqualität dar." Dieses Verhalten zeigte sich im wesentlichen auch dann, wenn nach vorhergehender Abtrennung der Fühlhörner die Augen sowie der ganze Oberkopf mit einer ca. 3 mm dicken Schicht von ganz heiß aufgetragenem schwarzen Wachs bedeckt wurde.

Stenobothrus variabilis, der hellliebend ist, zog dunkles Blau dem hellen Rot vor, die dunkelliebende *Gryllotalpa* dagegen helles Rot dunklem Blau. Aehnlich verhielt sich *Panorpa communis. Notonecta glauca* und *Tettigonia viridis,* die ausgesprochen hellliebend sind, zogen wieder Blau dem Rot vor.

Ich selbst sah bei Spektrumversuchen *Notonecta glauca* zum Gelbgrün bis Grün schwimmen.

Unter den Coleopteren fand GRABER *Chrysomela menthastri* lichtscheu und rothold, „ultraviolettha1tiges Blau ist die absolute Unlustfarbe", Rot und Schwarz sei ihm gleich angenehm, das Grün aber sei weniger angenehm als Schwarz usw. *Coccinella globosa* sollte nach GRABER gegen Helligkeitsdifferenzen sehr gleichgültig, dagegen entschieden erythrophil sein. Meine Versuche mit *Cocc. septempunctata* hatten, wie wir oben sahen, wesentlich anderes Ergebnis, wenn ich mit genügend hohen Lichtstärken arbeitete, während ich bei weniger hohen überhaupt keine verwertbaren Resultate erzielte.

Dytiscus marginalis und, in geringerem Grade, *Apion frumentarium* fand GRABER lichtscheu, *Calandra granaria* „weißhold" und „dem Blau zugetan". *Musca domestica,* deren Neigung, zum Hellen zu gehen, in meinen oben mitgeteilten Versuchen aufs deutlichste zum Ausdrucke kommt, fand GRABER gegen Helligkeitsdifferenzen auffallend gleichgültig, wenn auch „phengophil" und „entschieden blauhold".

Bei *Culex*-Larven fand GRABER starke Vorliebe für Weiß gegen Schwarz und für Blau und Grün gegen Rot. „Beim Vergleich mit Rot übte unter allen übrigen Farben das (komplementäre) Grün die größte Anziehung aus, während dasselbe Grün bei der unmittelbaren Konfrontation mit Blau sich entschieden minder angenehm erweist." Für Ultraviolett schien diese Larve keine oder nur sehr geringe Empfindlichkeit zu haben. Der Hundefloh ist nach GRABER hellliebend und rotscheu.

Schon RÉAUMUR (1734) bemerkte, es sei eigentümlich, daß gerade die Schmetterlinge, die das Tageslicht fliehen, es sind, die die beleuchteten Räume aufsuchen. LOEB (1890) schloß aus seinen Beobachtungen, daß von den Nachtschmetterlingen „die meisten Arten nur des Nachts auf Licht reagieren"; es finde also „eine periodische Schwankung der Reizbarkeit statt, und diese Schwankung entspricht dem Wechsel

von Tag und Nacht". (Auch Réaumur hatte darauf hingewiesen, daß Nachtfalter auch in einer Schachtel des Abends zu fliegen anfangen.) Die von ihm untersuchten Raupen fand Loeb ausnahmslos „positiv heliotropisch"; aus Versuchen mit roten und blauen Gläsern schloß er wiederum, daß wesentlich nur die stärker brechbaren Strahlen die Bewegungen der Nachtschmetterlinge zur Lichtquelle bestimmten.

Die Lichtreaktionen bei Blattläusen hat zuerst Loeb (1890) untersucht und diese, insbesondere wenn ihnen Flügel gewachsen waren, sehr ausgesprochen positiv heliotropisch gefunden. Die durch rotes Glas gehenden Strahlen wirkten auf die Tiere in gleichem Sinne, nur schwächer, als die durch blaues Glas gehenden.

Unter den Spinnen sah Graber bei *Lycosa ruricola* eine nicht sehr starke Vorliebe für Hell; sie war ferner „blauhold". *Tegenaria domestica* schien gegen Helligkeitsdifferenzen noch gleichgültiger als *Lycosa*, war aber „unzweifelhaft blauscheu".

Peckhams (1887) untersuchten Spinnen, die sich unter Steinen und gefallenen Blättern verbargen. In einem mit roten, gelben, grünen und blauen Gläsern versehenen Kasten zeigten die Tiere ausgesprochene Neigung zum Rot zu gehen. Sie wurden hier im ganzen 181mal gefunden, im Gelb 32mal, im Blau 11mal, im Grün 13mal. Die Verfasser schließen aus diesen Versuchen, daß die Tiere Farbensinn zu besitzen scheinen. Nach meinen Darlegungen bedarf eine solche Schlußfolgerung nicht mehr besonderer Widerlegung.

Carpenter (1905), der einzelne Exemplare von *Drosophila ampelophila* in Glaszylindern einer Bogenlampe mehr oder weniger näherte, fand, daß das Licht „eine kinetische und eine richtende Wirkung" auf diese Fliege habe. Sie ist „positiv phototropisch", die richtende Wirkung wird nur erkenntlich, „wenn der kinetische Reiz zur Auslösung einer Bewegung genügt". Wird die Fliege sehr hohen Lichtstärken ausgesetzt, so nimmt die kinetische Wirkung zu. Bei Wirkung einer 250-kerzigen Lampe aus 40 cm Entfernung werden die Muskelreflexe des Insektes sehr rasch und heftig und die richtende Wirkung des Lichtes scheint gehemmt, es bestehen keine Anzeichen für Umkehr der richtenden Wirkung von positiv zu negativ. Loeb gibt an, im Spektrum zeige *Drosophila* keine deutliche Bevorzugung des Grün, die Frequenzkurve falle nach dem Blau nicht steil ab.

Cole (1907) untersuchte eine Reihe von Wirbellosen auf ihr Verhalten gegenüber 2 Lichtquellen von sehr verschiedener Größe aber gleicher Lichtstärke (nach der auf p. 597 erwähnten Methode). Er fand unter anderem für *Allolobophora foetida*, für *Bipalium Kewense* (Planarie), für den Mehlwurm und für *Periplaneta americana*, daß sie alle sich vom Lichte, das von einer Seite kommt, wegwenden, daß sie aber zwei gleich lichtstarken, aber verschieden großen Lichtquellen ausgesetzt sich indifferent verhalten; dagegen wandte sich *Vanessa antiopa*, die einer einzelnen Lichtquelle immer zustrebt, von zwei gleichzeitig sichtbar gemachten gleich lichtstarken Lichtquellen der größeren zu; in weniger ausgesprochenem Maße war solches auch bei *Ranatra fusca* (Wasserskorpion) der Fall. —

Ueber die Wirkung des Lichtes auf blinde und geblendete Insekten hat, soweit ich sehe, zuerst Pouchet (1872) Versuche angestellt und Lichtreaktionen bei blinden Muscidenlarven nachgewiesen; später wurden solche an den „augenlosen" (s. u.) Larven von *Musca vomitoria* von J. Loeb (1888) wiederholt. Letztere wenden sich immer vom Lichte weg, und zwar sind diejenigen Lichtreize, welche den oralen Pol treffen, von wesentlicher Bedeutung für die

Orientierung. Das Wesen der Orientierung sollte nach LOEB darin bestehen, „daß bei vollendeter Orientierung Symmetriepunkte der Oberfläche des Tieres unter gleichem Winkel von den Lichtstrahlen getroffen werden". Auch hier nahm J. LOEB auf Grund von Versuchen mit roten und blauen Gläsern an, daß wesentlich nur die stärker brechbaren Strahlen imstande seien, einen richtenden Einfluß auf die Tiere auszuüben. Sie verhielten sich unter dem roten Glase gegen das Sonnenlicht, wie unter blauem gegen sehr schwaches Tageslicht. „Die heliotropische Wirksamkeit der schwächer brechbaren Strahlen ist bei den augenlosen Larven der Fliegen viel geringer, als ich sie bei irgendeinem anderen Tier gefunden habe." Auch hier sind zu einwandfreier Beurteilung des Lichtsinnes Spektrumversuche unerläßlich. Messende Untersuchungen mit meinen für *Artemia* entwickelten Methoden dürften wohl keine großen Schwierigkeiten bieten.

Spätere Untersuchungen von HOLMES (1905) entsprechen nicht der LOEBschen Auffassung. Aus Versuchen von MAST (1911) geht hervor, daß die fraglichen Larven sich sehr rasch an eine bestimmte Lichtintensität gewöhnen, so daß sie nach $^1/_2$ Stunde langem Aufenthalte in einem Lichte von mäßiger Stärke nur bei Zunahme dieser Lichtstärke reagieren. Einzig empfindlich ist die Spitze des Vorderendes, wo sich zwei konische Gebilde finden, die nach MAST den optischen Empfangsapparat darstellen. Bei ihren Bewegungen wenden die Tiere mit ziemlicher Regelmäßigkeit das Vorderende von einer Seite zur anderen, die Bewegungen werden bei plötzlicher starker Belichtung sehr lebhaft. Den Vorgang der Orientierung fand MAST bei den Fliegenlarven im Prinzip ähnlich wie bei *Stentor* und *Euglena* (s. d.), er sei das Ergebnis suchender Bewegungen. Bei Einwirkung zweier Lichtquellen bewegen die Tiere sich auf eine Stelle zwischen beiden zu, deren Lage von der relativen Stärke beider Reizlichter abhängt. Nach MAST sind die fraglichen Orientierungsreaktionen nicht als tropische im Sinne von LOEB aufzufassen. Weder die Richtung der Strahlen durch den Körper noch ihr Winkel mit der Oberfläche noch die Symmetrie der lichtempfindlichen Fläche noch absolute Intensitätsunterschiede seien für die Orientierung von Bedeutung, bzw. nur insofern, als sie einen Intensitätswechsel des Vorderendes bedingen können.

PLATEAUS Untersuchungen an Myriapoden (1888) erstrecken sich (außer auf den rudimentäre, pigmentlose Augen besitzenden *Niphargus puteanus*) auf zwei blinde Arten, bei welchen er sich selbst von dem völligen Mangel an Sehorganen überzeugte, *Geophilus* und *Cryptops*, und eine sehende Art, *Lithobius forficatus*. Brachte er solche Tiere in einen länglichen Kasten, der mehrere helle und mehrere dunkle Abteilungen hatte, so ward *Lithobius* 35mal häufiger in den dunklen als in den hellen Teilen gefunden. Der blinde *Geophilus* (*longicornis*) war 2—4mal häufiger im Dunkeln als im Hellen. Zwei Exemplare von *Cryptops* wurden ausnahmslos in der dunklen Abteilung gefunden. Die blinden Arten brauchten, ebenso wie die sehenden, ziemlich lange Zeit, um wahrzunehmen, daß sie aus teilweiser oder vollständiger Dunkelheit ins Tageslicht kamen.

NAGEL (1896) prüfte PLATEAUS Ergebnisse für *Geophilus* nach und bestätigte sie im wesentlichen; er fand, daß *Geophilus* bei Uebergang von Dunkel zu Hell ¦plötzlich stutzte, und meint, die Wahr-

nehmung des Helligkeitswechsels, die nach Plateau nur langsam erfolgt, geschehe doch ziemlich rasch.

D. Axenfeld (1899) machte, wie früher schon Réaumur, Versuche mit Verdecken eines Auges bei verschiedenen Insekten. Die photophilen unter diesen bewegten sich danach im Kreise nach der Seite des offenen, die photophoben nach der Seite des verdunkelten Auges. Zu diesen letzteren zählt er den Skorpion, die Feldgrille, Maulwurfgrille, *Periplaneta* und merkwürdigerweise auch *Coccinella*, die in Wirklichkeit, wie meine Versuche zeigen (s. d.), in hohem Grade das Helle liebt. Fliegen und andere Insekten, welchen er die untere Hälfte der Augen geschwärzt hatte, fielen, wenn sie auf einem Tische laufend an dessen Ende gekommen waren, auf die Erde herunter. Dagegen fanden sie gut ihren Weg, wenn man die oberen Augenhälften ausgeschaltet hatte. Solche liefen mit geneigtem Kopfe und mit gekrümmtem Körper (die Konvexität der Krümmung nach oben gerichtet); jene Fliegen dagegen, deren untere Augenhälften verdeckt waren, hoben den Kopf, streckten die Vorderbeine vor und kamen gelegentlich auf den Rücken zu liegen.

Graber lackierte (1884) die Augen von *Blatta germanica* mit einer schwarzen Wachskappe, von der er sicher zu sein glaubte, daß sie wirklich alles Licht vom Auge abhalte. Er fand, daß die Tiere auch jetzt noch die dunkle Hälfte ihres Behälters der hellen, die rote der blauen vorziehen und schloß daraus, daß auch diese geblendeten Schaben „licht- und farbenempfindlich resp. blauscheu" seien. Dubois verdeckte bei einem brasilianischen Leuchtkäfer (*Cucujo*) mit paarigen Brustleuchtorganen eines von diesen. Das Tier kroch nur nach der Seite des nicht verdeckten Organs, bei Verdecken beider Brustorgane wurde es unsicher in seinen Bewegungen (vgl. Dittrich, 1888). Bewegungen nach der Seite des unbedeckten Auges sah u. a. auch Parker (1903) bei *Vanessa antiopa*, Ràdl (1903) bei *Dexia carinifrons* und bei *Calliphora*. Ganz unzulänglich erscheint J. Loebs (1911) Deutung für die fraglichen Erscheinungen: „Die Erklärung liegt wohl darin, daß das Schwärzen eines Auges das Tier in denselben Zustand bringt, wie Entfernung oder Schädigung einer Gehirnhälfte. Loeb hatte nämlich schon früher beobachtet, daß, wenn man einer Stubenfliege die linke Gehirnhälfte exstirpiert, die Fliege bei ihren Progressivbewegungen nicht mehr geradeaus geht, sondern die Tendenz hat, sich im Kreise zu bewegen, wobei die unverletzte Seite gegen das Zentrum gewendet ist." Carpenter fand (1905), daß *Drosophila* nach Schwärzung eines Auges ziemlich gerade auf das Licht zukroch, wenn auch regelmäßig eine Neigung hervortrat, nach der Seite des normalen Auges zu gehen. Holmes (1905) fand, daß *Ranatra* nach Schwärzung eines Auges zunächst stark nach dem unverdeckten abweicht, daß diese Neigung aber nach wiederholten Versuchen geringer wird, das Tier sich also bald an die neuen Verhältnisse gewöhnt. Wurden solchen Tieren die hinteren Augenhälften geschwärzt, so kamen sie stets direkt auf die für sie eben sichtbare Lichtquelle zu. Wurden die vorderen Hälften geschwärzt, so liefen die Tiere beständig von einer Lichtquelle zur anderen, weil nun jedesmal nur von hinten Licht in ihre Augen fallen konnte (Cole).

Mayer und Soule (1906) untersuchten Raupen von *Danais plexippus* und fanden sie „für ultraviolette Strahlen positiv heliotropisch, aber fast, wenn nicht ganz gleichgültig gegenüber den Strahlen des sichtbaren Spektrums". Dies wird aus Versuchen geschlossen, bei welchen die Tiere sich in einer Pappröhre befanden, die an einem Ende verschlossen war, am anderen einmal mit diffusem Tageslichte, das andere Mal mit dem Lichte einer 36-kerzigen, 4 Fuß entfernten Kerosinlampe bestrahlt wurde; im ersten Falle kroch die Mehrzahl der Tiere zum hellen Ende der Röhre, im zweiten gingen 28 von den Tieren nach der Lichtseite, 21 nach der dunklen Seite. Der Unterschied wird darauf zurückgeführt, daß dem Kerosinlichte die ultravioletten Strahlen „fehlen". Nach meinen Untersuchungen wird man auf derartige

Befunde schon deshalb keinen großen Wert legen können, weil keine Angaben darüber gemacht sind, wie die Innenfläche der Pappröhre beschaffen war, nicht auf die Möglichkeit von Reflexen geachtet wurde u. a. m.

C. Cephalopoden.

Trotzdem das Cephalopodenauge vielfach Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen ist, hat man bisher niemals versucht, über den Lichtsinn der Kopffüßer Aufschluß zu bekommen.

Das Cephalopodenauge ähnelt jenem der Wirbeltiere unter anderem in der Art der Bilderzeugung durch eine verhältnismäßig große Linse und in der Fähigkeit zu ausgiebigen akkommodativen Aenderungen (s. den 3. Teil). Die Netzhaut, über deren feineren Bau uns eingehende Forschungen insbesondere von GRENACHER (1884) und von HESSE (1900) aufgeklärt haben, zeigt als hier wesentlichsten Bestandteil lange, stäbchenartige Gebilde, die zum Unterschiede vom Wirbeltierauge glaskörperwärts gerichtet sind und von einer langen feinen Neurofibrille durchzogen werden, in der wir nach HESSE das lichtrezipierende Element zu sehen haben; sie endet dicht unter der die Netzhaut vom Glaskörperraume trennenden Grenzhaut in einem feinen Knöpfchen. RAWITZ (1891) sah zuerst, daß das Pigment im Cephalopodenauge unter dem Einflusse des Lichtes nach vorn wandert, bei genügender Belichtung so weit, daß auch die Endknöpfchen vollständig vom Pigment umschlossen werden (vgl. Fig. 33, p. 783).

Ich konnte (1902, 1905) den Nachweis führen, daß in der Cephalopodennetzhaut ein dem Sehpurpur der Wirbeltiere in vielen Beziehungen sehr ähnlicher, hochgradig lichtempfindlicher Farbstoff vorhanden ist (vgl. p. 736).

Da die mir zur Verfügung stehenden erwachsenen Cephalopoden keine genügende Neigung zeigten, zum Lichte zu schwimmen, und da auch Fütterungsversuche sich nicht in einer für meine Zwecke geeigneten Weise vornehmen ließen, suchte ich (1910) den mich beschäftigenden Fragen zunächst durch das Studium der Pupillenreaktion näher zu kommen.

Von meinen Vorversuchen sind folgende für die weiteren Beobachtungen von Wichtigkeit: Bestrahlt man das Auge einer frischen *Eledone* oder *Sepia* z. B. mit einer elektrischen Taschenlampe, die man in stets gleichem Abstande vom Auge in verschiedenen Richtungen vorhält, so hängt unter sonst gleichen Bedingungen der Grad der Pupillenverengerung wesentlich von der Richtung des einfallenden Lichtes ab: ich fand sie am stärksten, wenn das Licht gerade von außen oder etwas schräg von außen-unten ins Auge fiel; dabei war es ziemlich gleichgültig, ob es mehr von vorn, gerade von außen oder mehr von rückwärts kam. Schräg von oben kommendes Licht hat unter sonst gleichen Verhältnissen deutlich geringere Pupillenverengerung zur Folge als das in der Horizontalen einfallende; schräg von unten einfallendes bedingt im allgemeinen ausgiebigere Verengerung als von oben kommendes, aber weniger starke, als das von außen oder etwas außen-unten kommende.

Die relativ starke Pupillenverengerung bei von außen oder außen-unten eintretendem Lichte hängt wohl damit zusammen, daß in diesem Falle das Licht auf oder nahe an den etwas nach oben vom hinteren Pole wagerecht durch die Netzhaut ziehenden „Streifen des deutlichsten Sehens" trifft, und daß diese für das Sehen wichtigsten Partien auch die ausgiebigste Pupillenverengerung vermitteln.

Wir begegnen hier einer neuen weitgehenden Analogie mit den Verhältnissen im Menschenauge, für welches letztere ich durch messende Versuche nachweisen konnte, daß die der Gegend des deutlichsten Sehens entsprechenden Netzhautpartien pupillomotorisch sehr viel wirksamer sind als die übrige Netzhaut.

Die Wirkung verschiedener homogener Lichter auf die Sepienpupille untersuchte ich zunächst in folgender Weise: Eine frische *Sepia* wird in einem Parallelwandgefäße durch an passender Stelle angeschobene Glasplatten so weit fixiert, daß sie wenig oder gar nicht vorwärts bzw. rückwärts schwimmen kann. Das Bassin läßt sich auf glatter Unterlage leicht gleitend so verschieben, daß alle Erschütterungen des Tieres vermieden werden, die, wie wir aus interessanten Untersuchungen von Krusius (1909) wissen, schon merkliche Erweiterung der Pupille zur Folge haben können.

Zunächst brachte ich eine *Sepia* in die verschiedenen Lichter des Spektrums und beobachtete jedesmal die Pupillenverengerung, die bei Wegziehen eines die Augen zwischen den einzelnen Versuchen vor Lichteinfall schützenden schwarzen Kartons eintrat. Bei Belichtung mit dem Rot, selbst mit dem Rotorange eines mäßig lichtstarken Spektrums erfolgt auch bei dunkeladaptierten Tieren (s. u.) im allgemeinen ziemlich unbedeutende Pupillenverengerung; die im völlig Dunkeln sehr weite Sepienpupille bleibt bei Bestrahlung mit solchen Lichtern immer noch ziemlich weit. Im Gelb wird bei Wegziehen des Kartons die Pupille deutlich enger als im Rotorange, doch ist die Verengerung auch jetzt noch wenig ausgiebig, selbst wenn das gelbe Licht unserem Auge ziemlich hell erscheint. Im Gelbgrün wird bei Wegziehen des Kartons die Pupille viel enger, häufig so eng, daß nur noch ein schmaler Spalt von ihr sichtbar bleibt. Im Blaugrün verengt sie sich gleichfalls noch ausgiebig, aber nicht mehr ganz so stark wie im Gelbgrün. Im Blau ist die Verengerung etwas weniger ausgiebig als im Blaugrün, aber noch deutlich stärker als im Rotgelb und Rot des gleichen Spektrums. Im mittleren Violett ist die Verengerung wieder geringer als im Blau, aber im allgemeinen noch stärker als im Rot. Ebenso wie die Sepienpupille verhielt sich die von *Eledone*.

Da ich wegen der starken Verengerung im Gelbgrün in der Regel nicht mit sehr lichtstarken Spektren arbeitete, konnte die Beobachtung der Pupillenreaktion im Blau und im Violett wegen nicht genügender Helligkeit schwierig werden; in solchen Fällen brachte ich eine mit rubinrotem Glase versehene elektrische Taschenampe so an, daß ihr Licht möglichst schräg von oben auf die Iris fiel, auf die es dann keine störende Wirkung übt, während es die Beobachtung des Pupillenspieles wesentlich erleichtert.

Noch bequemer lassen sich die fraglichen Veränderungen auf photographischem Wege verfolgen. Die technischen Einzelheiten, die bei derartigen von mir in größerem Umfange vorgenommenen Blitzlichtaufnahmen zu beachten sind, habe ich an anderer Stelle (1910) ausführlich geschildert. Ich muß mich hier darauf beschränken, in Tafel II einige Aufnahmen von Sepienaugen in verschiedenen Lichtern des Spektrums wiederzugeben, die zur Illustration der oben gegebenen Darstellung genügen mögen und wohl ohne weiteres verständlich sind. Die 4 oberen Aufnahmen zeigen das Verhalten der Sepienpupille im Dunkeln, im schwach rötlichen Gelb, im Grün und im Blau eines Spektrums; die 4 unteren, kleineren Bilder zeigen das Auge einer anderen *Sepia* im Rot, Gelb, Gelbgrün und Blau eines Spektrums.



Dunkel



Schwach rötliches Gelb



Grün



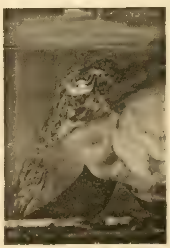
Blau



Leicht gelbliches Rot



Leicht rötliches Gelb



Gelbgrün



Blau

Aufnahmen von Sepienaugen in verschiedenen Lichtern des Spectrums.

Verlag von **Gustav Fischer, Jena.** J. B. Obernetter, München.

Die mitgeteilten Befunde konnte ich noch durch verschiedene andere Methoden erhärten und erweitern, über die ich früher ausführlicher berichtet habe.

Im Zusammenhange mit dem hier Mitgeteilten sind die folgenden vergleichenden Beobachtungen an Cephalopoden- und Menschenpupillen bei abwechselnder Bestrahlung mit roten und blauen Glaslichtern von besonderem Interesse.

Ich brachte eine *Sepia* vor den Ausschnitt eines ca. 3 m langen „Tunnels“ (s. o.), in dem eine fünfzigkerzige Lampe in passendem Abstande glühte; ein rotes und ein blaues Glas waren in einem Rahmen dicht nebeneinander so angebracht, daß durch kleine Verschiebungen des letzteren ein quadratischer Ausschnitt in der Stirnfläche des Tunnels abwechselnd mit dem einen und dem anderen farbigen Glase verdeckt werden konnte. Belichtung des Sepienauges ergab konstant, daß bei Erscheinen des Blau die Pupille ziemlich eng, bei Erscheinen des Rot sehr weit wurde. Brachte ich an Stelle der *Sepia* mein eigenes rechtes Auge vor den Ausschnitt im Tunnel, während ich vor meinem linken eine Vorrichtung zur entoptischen Beobachtung der konsensuellen Pupillenreaktion trug, so zeigte sich, daß meine Pupille, umgekehrt wie die der *Sepia*, bei Erscheinen des Blau weiter, bei Erscheinen des Rot beträchtlich enger wurde.

Entsprechende Versuche stellte ich mit gleichem Ergebnisse an der auf p. 610 (Fig. 6a) beschriebenen photometrischen Vorrichtung an, vor deren rechtem Ausschnitte sich ein Rotfilter, vor dem linken ein Blaufilter befand.

Alle meine Versuche, von welchen ich hier nur einige wenige anführen kann, zeigen, daß bei den untersuchten Cephalopoden die Kurve der pupillomotorischen Reizwerte der verschiedenen homogenen Lichter der Helligkeitskurve für den total farbenblinden Menschen bei jeder Lichtstärke und für den normalen dunkeladaptierten bei passend herabgesetzter Lichtstärke insofern entspricht, als dort wie hier die Kurve ihr Maximum in der Gegend des gelblichen Grün hat und von da nach dem langwelligen Ende rasch, nach dem kurzwelligen langsamer absinkt. Soweit meine bisherigen Messungen ein Urteil gestatten, ist auch die Art des Absinkens der Kurven in beiden Fällen eine ähnliche oder die gleiche.

Wir wissen aus den schon im ersten Abschnitte erwähnten Untersuchungen von M. Sachs (1893), die durch Abelsdorff (1900) bestätigt wurden, daß beim Menschen der pupillomotorische Reizwert eines Lichtes von seiner scheinbaren Helligkeit abhängt und daß demgemäß beim total farbenblinden Menschen die motorischen Reizwerte den farblosen Helligkeitswerten der farbigen Lichter entsprechen. Bei abwechselnder Bestrahlung mit passenden roten und blauen Reizlichtern verengt sich die Pupille des total Farbenblinden im Blau, jene des Normalen im Rot.

Die Pupillenreaktion der von mir untersuchten Cephalopoden verhielt sich somit in den hier in Betracht kommenden Punkten ähnlich oder ganz so, wie die des total farbenblinden Menschen. —

Noch auf einem anderen, von dem eben beschriebenen ganz verschiedenen Wege kam ich zu dem gleichen Ergebnisse hinsichtlich des Lichtsinnes der Cephalopoden. Es war bisher nur bekannt, daß junge Cephalopoden Neigung zeigen, zum Lichte zu schwimmen, genauere

Untersuchungen hierüber fehlten. Ich brachte *Loligo*-Embryonen, die ca. 3—7 mm lang und etwa 2—3 Wochen von der Reife entfernt waren, im Parallelwandbassin ins Spektrum. Die Tiere zeigten lebhafte Neigung, aus den dunklen Bassinteilen wie aus dem Rot, dem Blau und dem Violett des Spektrums nach dem gelblichen Grün bis Grün zu schwimmen und sich vorwiegend in dieser Gegend zu sammeln, in ähnlicher oder der gleichen Weise, wie ich es bei verschiedenen Krebsarten und Fischen gefunden hatte (s. d.). Fig. 11 zeigt die Verteilung der Tiere in einem bestimmten Augenblicke.

In einem zur Hälfte mit rotem, zur Hälfte mit blauem Glase bedeckten, von einer Bogenlampe gleichmäßig bestrahlten Bassin eilten die *Loligo* lebhaft zum Blau, auch dann, wenn dieses meinem helladaptierten Auge beträchtlich dunkler erschien als das Rot; die Tiere

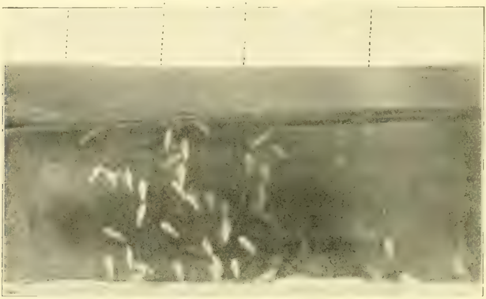


Fig. 11. Larven von *Loligo* im Spektrum (Blitzlichtaufnahme). Die Neigung der Tiere, sich im Gelbgrün bis Grün zu sammeln, ist deutlich.

verhielten sich also auch hier wieder so, wie es nach meinen Pupillenuntersuchungen an *Sepia* und *Eledone* zu erwarten war, falls der Lichtsinn bei *Loligo* im wesentlichen der gleiche ist wie dort.

Meine Befunde ermöglichen es zum ersten Male, eine Vorstellung von der Art des Lichtsinnes der Kopffüßer zu gewinnen: der Annahme, daß auch ihre Sehqualitäten ähnliche oder die gleichen sind, wie jene des total farbenblinden und des dunkeladaptierten, bei herabgesetzter Lichtstärke sehenden normalen Menschen, entsprechen sämtliche bei meinen verschiedenen Versuchsanordnungen erhaltenen Ergebnisse, ja, diese hätten sich nach einer solchen Annahme bis ins einzelne voraussagen lassen.

Der Nachweis dieser Reaktionen bei Embryonen, die noch mehrere Wochen von der Reife entfernt waren, ist von besonderem Interesse im Hinblicke auf die auch neuerdings wieder erörterte Frage, ob die charakteristischen Lichtreaktionen schon bei der Geburt vorhanden sind.

Man hat bekanntlich mehrfach versucht, über einschlägige Fragen durch das Studium der bei Belichtung des Auges auftretenden Aktionsströme Aufschluß zu bekommen. Wir sahen schon oben (vgl. p. 573), daß nach den bis jetzt vorliegenden Messungen bei Hühnern und Schildkröten die Aktionsströme keine Schlüsse

auf entsprechendes Verhalten der Lichtwahrnehmung bzw. Lichtempfindlichkeit gestatten. Bei Untersuchung der Aktionsströme im *Eledone*-Auge fand PIPER (1905) stets und konstant das Maximum im Blaugrün (Wellenlänge etwa 500 $\mu\mu$), d. h. von allen Strahlen des benützten Spektrums sollten die blaugrünen maximalen Reizwert für das *Eledone*-Auge besitzen. Also auch hier lassen sich, wie meine Versuche zeigen, die bisher vorliegenden Befunde über Aktionsströme nicht zur Beantwortung der uns beschäftigenden Fragen nach dem Lichtsinne der Tiere verwerten.

Da PIPER bei Reizung der isolierten *Eledone*-Netzhaut mit rotem Lichte die Aktionsströme beträchtlich stärker fand als bei Reizung des uneröffneten Auges, äußerte er die Vermutung, es seien im letzteren Falle die langwelligen Lichter durch die möglicherweise grünlich oder bläulich gefärbten Medien zum Teile absorbiert worden. Im Hinblicke hierauf untersuchte ich mehrere Linsen von *Eledone* und *Sepia* genau auf etwaige Färbung, fand sie aber, ebenso wie den dünnflüssigen Bulbusinhalt, stets farblos, die Linsen zuweilen eine Spur gelblich, niemals grünlich oder bläulich. Vorhalten der Linsen vor das Spektroskop hatte keine merkliche Verminderung der Helligkeit des Spektrums und keine nachweisliche Verkürzung desselben am langwelligen Ende zur Folge. Bei Untersuchung im violetten und ultravioletten Lichte zeigten solche Linsen deutliche, aber nicht starke Fluoreszenz, die in manchen Fällen auf die Kernschichten der Linse beschränkt war.

Weitere Versuche, die ich mit Cephalopoden anstellte, galten der Ermittlung der adaptativen Aenderungen ihres Sehorganes.

Dunkeladaptierte *Loligo*-Larven schwimmen sowohl im Spektrum als bei den Glaslichtversuchen wesentlich lebhafter zum Lichte, als ceteris paribus die helladaptierten: solche, die einige Zeit im Hellen gestanden hatten, konnte ich in einem mäßig lichtstarken Spektrum nicht im Gelbgrün bis Grün sammeln, wohl aber, wenn ich das Spektrum lichtstärker machte. Für genauere messende Bestimmung der hier zum Ausdrucke kommenden adaptativen Aenderungen waren die mir zur Verfügung stehenden Embryonen nicht geeignet. Dagegen führte die Prüfung der pupillomotorischen Adaptation bei den erwachsenen Cephalopoden zu interessanten Ergebnissen: Ich brachte die Tiere bei verschiedenen Adaptationszuständen im Dunkelzimmer vor den zunächst verdeckten Ausschnitt des vorher erwähnten Tunnels und prüfte ihre Pupillenreaktion bei kurzdauernder Belichtung durch Oeffnen des Ausschnittes. Zur Untersuchung bei sehr geringen Lichtstärken benutzte ich wieder eine passend gehaltene kleine Lampe mit rubinrotem Glase, deren das Pupillenspiel nicht störend beeinflussendes Licht zur Beobachtung eben hinreichte.

Bringt man eine *Sepia* in helles Licht, so schließt sich ihre Pupille meist vollständig, indem die beiden Lappen der oberen Irishälfte weit heruntergehen und die untere Irispartie, insbesondere auch der nach oben gerichtete Sporn in deren Mitte, nach oben rückt. Die Reaktion ist auf das belichtete Auge beschränkt, es erfolgt keine synergische Verengerung der Pupille des anderen Auges. Bei nicht sehr hellem Lichte bleibt vorn und hinten noch ein schmaler, vertikaler Spalt ungeschlossen (vgl. Fig. 16 auf p. 728), bei etwas größerer Lichtstärke schließt sich auch dieser, und es ist daher nicht möglich, die Netzhaut mit so hohen Lichtstärken zu bestrahlen, wie ceteris paribus z. B. in unserem Auge, dessen Pupille ja auch bei blendend hellem Reizlichte immer noch beträchtliche Lichtmengen durchläßt. Diese Verhältnisse sind wesentlich bei Beurteilung des von mir bestimmten Umfanges der pupillomotorischen Adaptation bei Cephalopoden.

Indem ich die schwächsten Reizlichter aufsuchte, die einmal bei gut dunkeladaptierten, das andere Mal bei helladaptierten Sepien Pupillenverengerung hervorrufen, fand ich, daß zur Auslösung eben merklicher Reaktion im lange dunkeladaptierten Sepienauge etwa der 1200ste Teil von der im helladaptierten erforderlichen Lichtstärke genügte. Weitere messende Versuche mit verschieden lange dunkeladaptierten Tieren zeigten, daß die pupillomotorische Erregbarkeit des helladaptierten Sepienauges unmittelbar nach Eintritt ins Dunkle zunächst verhältnismäßig rasch, weiterhin langsamer zunimmt.

Cowdry (1911) machte die Farbenänderung von *Octopus* zum Gegenstande eingehender Studien und fand, daß optische Reflexe wirksame Faktoren bei Erzeugen des gestreiften und auch, wenngleich in geringerem Grade, des gefleckten Musters sind; doch hängen die gleichmäßigen Färbungen nicht durchaus von diesen Reflexen ab. Im allgemeinen ändert *Octopus vulg.* seine Farbe so, daß sie der Helligkeit des Grundes entspricht, insbesondere, wenn er in eine neue Umgebung übergeht. Dieser Farbenwechsel hängt allein von der Reizung eines Reflexbogens ab, der von der Netzhaut durch den Sehnerven zum Gehirn und von da durch verschiedene Nervenstränge zu den Chromatophoren verläuft. Cowdry hält es für äußerst unwahrscheinlich, daß die Farbe des Grundes dabei eine Rolle spielt, insbesondere auch deshalb, weil im allgemeinen der Grund, auf dem *Octopus* lebt, grüne, gelbe oder auch blaue Farben zeigt, d. h. eben jene, die das Tier nicht annehmen kann.

Ueber merkwürdige, durch das Licht bei Cephalopoden hervorgerufene Körperbewegungen, die Steinach (1901) beobachtete, sei hier kurz berichtet, wenn sie auch mit den uns beschäftigenden Fragen nicht in unmittelbarem Zusammenhange stehen.

Wenn man eine *Eledone* plötzlich der Sonnenstrahlung aussetzt, so färbt sie sich in 2—3 Sekunden auf der ganzen Oberfläche dunkelbraun, beginnt dann die Saugnäpfe zu bewegen, löst sich von der Saugstelle los und schwimmt hastig im Behälter herum, bis sie an einen schattigen Platz kommt; hier saugt sie sich wieder an. Nach Entfernung beider Augen benehmen die Tiere sich ähnlich wie normale, nur orientieren sie sich nicht so gut und saugen sich erst nach einigem Herumirren an der schattigen Stelle an. In einem halb belichteten, halb verdunkelten Behälter wandert auch das geblendete Tier mit Sicherheit in den Schatten, jener Reflex ist also nicht von den Augen ausgelöst. An abgeschnittenen Armen von *Octopus* oder *Eledone* ruft Belichtung Bräunung und nach wenigen Sekunden ein Spielen der Saugnäpfe hervor, hieran schließen sich schlängelnde Bewegungen der ganzen Arme; nach Beschattung kommen sie wieder zur Ruhe. Die Analyse dieser lokomotorischen Erscheinungen lehrt nach Steinach, daß sie aus zwei verschiedenen Vorgängen zusammengesetzt sind: 1) aus der Fortleitung des durch den Lichtreiz in den Chromatophoren erzeugten Erregungszustandes zur Haut der Saugnäpfe auf muskulären Bahnen (Reizübertragung ohne Vermittlung des Nervensystems) und 2) aus einer echten, von den Saugnäpfen ausgelösten, geordneten Reflexbewegung.

D. Muscheln.

Ich berichte zunächst über Untersuchungen an solchen Muscheln, in deren seit lange als lichtempfindlich bekannten Siphonen (s. u.) sich bisher keine als Sehorgane anzusprechende Elemente haben nachweisen

lassen und die bei passender Versuchsanordnung sich für meine Zwecke genügend geeignet erwiesen (1910). Letzteres war insbesondere der Fall bei *Pholas dactylus*, *Psammobia vespertina*, *Solen ensis*, *Solen siliqua*, zum Teile auch bei *Cardium tuberculatum*. Die Siphonen dieser Muscheln sind zwar in bezug auf Größe, Anordnung und Pigmentgehalt recht verschieden, zeigen aber in den uns hier zunächst interessierenden Punkten so übereinstimmendes Verhalten, daß ich auf gesonderte Beschreibung der Versuche für jede einzelne Art verzichten kann.

Der beste Kenner der einschlägigen anatomischen Verhältnisse, Herr Prof. HESSE, hatte die Freundlichkeit, mir auf eine diesbezügliche Anfrage folgendes mitzuteilen: „Ich habe seinerzeit in den Siphonen von *Psammobia* und *Pholas* und im Mantelrand von *Pinna*, die mir alle Licht- bezw. Schattenreaktion gegeben hatten, nach Sehzellen gesucht. Wenn ich keine gefunden habe, so ist das natürlich kein Beweis, daß sie nicht da sind, um so weniger, als mir jeder Anhalt fehlte, ob die Zellen in der Epidermis oder unter ihr zu suchen seien und wie ihre Gestalt etwa sein könnte.“

Ueber die anatomischen und biologischen Verhältnisse mögen folgende Andeutungen genügen: Bei *Solen* ragen die kurzen, mit ziemlich langen Tentakeln versehenen Siphonen etwa $^1/_2$—$1^1/_2$ cm aus der langen, schmalen scheidenförmigen Schale heraus, bei Belichtung ziehen sie sich mehr oder weniger stark zurück, wobei der Sipho sich etwas zu schließen pflegt. (Ich habe bei meinen hier mitzuteilenden Beobachtungen im allgemeinen nur die charakteristische Belichtungsreaktion zum Gegenstande der Untersuchung gemacht, dagegen die bei manchen Arten deutliche Reaktion bei Verdunklung nicht weiter verfolgt.)

Bei *Cardium tuberculatum* zeigen die Siphonen an ihrer Basis viel dunkles klumpiges Pigment, während dieses in den Tentakeln sich nur in mäßigen Mengen und in feinster Verteilung findet.

Bei *Psammobia* sind die an ihrer Spitze mit kleinsten Tentakeln versehenen Siphonen frei von Pigment. Sie ragen bei frischen Tieren als platte, kegelförmige Gebilde vielfach nur 1—2 cm weit aus der Schale, treten aber nicht selten auch als 5—6 cm lange, dünne weißliche Röhren weit hervor; ich fand mehrfach, daß sie in diesem letzteren Zustande nicht so fein und ausgiebig auf Licht reagierten wie im ersteren, und stellte daher größere Versuchsreihen mit Vorliebe bei solchen Tieren an, die ihre Siphonen nicht maximal weit hervorgestreckt hatten.

Bei *Pholas* sind die beiden Siphonen äußerlich zu einem verhältnismäßig mächtigen, kegelförmigen, von zwei Röhren durchzogenen Gebilde verwachsen; um die Röhren und an der Spitze des Kegels findet sich meist reichlich Pigment; bei Belichtung zieht sich der ganze Sipho mehr oder weniger zurück. Die Zeit zwischen dem Augenblicke der Belichtung und dem Beginne der Einziehung hängt wesentlich von der Lichtstärke des Reizlichtes und dem Adaptationszustande des Tieres ab. Bei geringen Lichtstärken ist ceteris paribus die Latenzzeit im allgemeinen größer als bei hohen und kann bis zu 2 Sekunden und mehr betragen.

Bringt man ein Bassin mit einer der genannten Muschelarten (auf die Einzelheiten der Versuchsanordnungen kann hier nicht eingegangen werden), nachdem die Tiere längere Zeit im Dunkeln gestanden hatten, so in ein ziemlich lichtstarkes Spektrum, daß die Siphonen eines Tieres von homogenem roten Lichte getroffen werden, so zeigen diese in der Regel keine oder nur sehr geringe Verkürzung; gleitet das Bassin nun langsam seitwärts, so daß der Sipho in orangefarbiges Licht kommt, so ist auch jetzt meist nur geringe Verkürzung bemerkbar; bei Bestrahlung mit dem reinen Gelb des Spektrums wird sie deutlich größer, ist aber noch immer nicht sehr stark; sowie aber

bei Weitergleiten des Bassins der Sipho ins Gelbgrün bis Grün des Spektrums gelangt, nimmt regelmäßig die Verkürzung rasch sehr beträchtlich zu; im Blaugrün ist sie nie größer, als sie im Gelbgrün gewesen war, bleibt aber noch ziemlich beträchtlich. Gleitet das Bassin ins Blau und Violett, so kann man, insbesondere bei *Psammobia*, gelegentlich wahrnehmen, daß der Sipho wieder länger wird, als er im Gelbgrün gewesen war.

Eindringlicher als diese letzteren sind solche Versuche, bei welchen man einen vorher nicht bestrahlten Sipho zunächst ins Violett des Spektrums bringt und dann das Bassin so seitlich gleiten läßt, daß er allmählich von längerwelligem Lichte getroffen wird; dabei zeigt sich regelmäßig folgendes: Bei Bestrahlung mit dem Violett eines lichtstarken Spektrums erfolgt deutliche Verkürzung des vorher dunkel gehaltenen Sipho, die stärker als jene im Orange, aber schwächer als jene im Gelbgrün ist. Wird bei Verschieben des Bassins der Sipho nun von blauem Lichte getroffen, so verkürzt er sich etwas mehr, noch mehr bei Uebergang zum Blaugrün und gelblichen Grün; in letzterem ist die Verkürzung wieder am stärksten. Wird der Sipho nun weiter ins Gelb und Rot des Spektrums verschoben, so sieht man ihn bei manchen Arten nicht selten deutlich länger werden.

Sehr hübsch werden derartige Versuche in solchen Fällen, wo etwa eine *Psammobia* sich im Sande vergraben hat und einen Sipho 1—2 cm weit senkrecht nach oben herausstreckt, so daß dieser im durchfallenden Lichte bequem beobachtet werden kann. Man sieht dann, während ein Mitarbeiter das Bassin langsam seitlich verschiebt, den Sipho im Gelbgrün am kürzesten, im Blau und Violett deutlich länger, im Orange und Rot am längsten werden.

Von zahlreichen Versuchen, bei welchen die geschilderte Verschiedenheit der Wirkung gelber, gelbgrüner und blaugrüner Strahlen besonders schön in Erscheinung tritt, erwähne ich folgenden: Man findet nicht selten die beiden Siphonen einer *Psammobia* ziemlich weit voneinander entfernt nach oben aus der Schale ragen; jeder Sipho ist in seinen Bewegungen unabhängig vom andern, bei isolierter Bestrahlung des einen mit einem feinen Lichtkegel zieht dieser sich mehr oder weniger zurück, während der andere unbewegt bleibt. Verschob ich nun in einem Spektrum von passender Breite und Lichtstärke das Bassin mit einem derartigen Tiere vom Rot aus so, daß Sipho I im Gelbgrün war, wenn Sipho II eben ins Rotgelb bis Gelb kam, so zog sich I lebhaft zusammen, während II fast ganz unbewegt blieb; das Umgekehrte erfolgte, wenn ich das Bassin vom kurzwelligen Ende gegen das Grün verschob, so das Sipho II im Grün oder gelblichen Grün stand, während I noch im Blaugrün war: jetzt wurde Sipho II stark, Sipho I weniger eingezogen.

Eine Reihe von m e s s e n d e n Versuchen stellte ich in der Weise an, daß ich die Lichtstärke des gelblichen Grün mittels Episkotisters so weit abschwächte, bis die Reaktion des Sipho bei Bestrahlung mit diesem abgeschwächten Lichte ungefähr ebenso groß war, wie bei Bestrahlung mit dem ungeschwächten Gelb, Blau usw. Ich erhielt so eine Art von Gleichungen für die Reizwerte verschiedenfarbiger Lichter. Aus einem Versuche mit *Pholas dactylus* ergab sich z. B., daß die Reaktion im Gelb von 575 $\mu\mu$ ungefähr $= \frac{1}{2{,}6}$ von der im gelblichen Grün von 525 $\mu\mu$, jene im grünlichen Blau von 500—490 $\mu\mu$ un-

gefähr halb so groß wie jene im gelblichen Grün und die im Blau von 470 $\mu\mu$ noch etwas kleiner war.

Auch diese Befunde konnte ich bis zu einem gewissen Grade photographisch festhalten. Nebenstehende Abbildung mag eine Vorstellung von den relativen Verschiedenheiten der Länge der Siphonen in verschiedenen spektralen Lichtern geben. Die drei Figuren r, gr und b stammen von einer *Psammobia*, die ich im Rot, im Grün und im Blau des Spektrums aufnahm. Der Sipho hat sich im Grün am stärksten verkürzt, im Blau ist er länger, doch aber noch deutlich kürzer als im Rot.

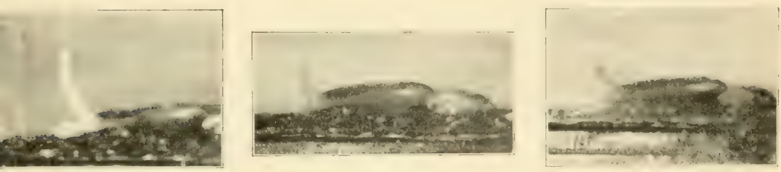


Fig. 12. **Blitzlichtaufnahmen von *Psammobia* in verschiedenen Lichtern des Spektrums (vgl. Text).**

In anderen Versuchsreihen suchte ich den Umfang der adaptativen Empfindlichkeitsänderungen der Siphonen messend zu bestimmen. Die Bedeutung, die dieser erste Nachweis einer optischen Adaptation bei Fehlen von Augen, Stäbchen und Sehpurpur (s. u.) auch für unsere Auffassung der entsprechenden physiologischen Vorgänge im Menschenauge haben muß, mag es rechtfertigen, wenn ich eine hierher gehörige Versuchsreihe etwas ausführlicher mitteile.

Die folgenden Versuche wurden an einer *Psammobia* angestellt, die während einiger Stunden ihren Platz nicht änderte und deren Siphonen so an der Bassinwand lagen, daß sie bequem in stets gleicher Weise belichtet werden konnten. Das Bassin mit dem Tiere blieb während des ganzen Versuches unberührt an der gleichen Stelle vor dem Ausschnitte in der vorderen Wand des vorerwähnten Tunnels. Zwischen Bassin und Ausschnitt befand sich ein großer mattschwarzer Karton, der, wenn belichtet werden sollte, jeweils für 2—3 Sekunden weggezogen wurde. Die ersten Versuche wurden am helladaptierten Tiere vorgenommen. Zu dem Zwecke brachte ich über dem Bassin, ca. 30 cm von der *Psammobia* entfernt, eine 25-kerzige Mattglasbirne zum Glühen. Das Tier zog zunächst seine Siphonen ein; nach einer Belichtung von 1—2 Minuten waren sie wieder länger geworden. Nachdem ich in der angegebenen Weise die Muschel eine Viertelstunde lang bestrahlt und darauf die Birne über dem Bassin abgedreht hatte, entzündete ich die 50-kerzige Birne im Tunnel. Zwischen je zwei Beobachtungen wurde diese, während das Bassin wieder durch den schwarzen Karton verdeckt war, verschoben und jedesmal eine Pause von etwa $^1/_2$ Minute gemacht.

Aus meinen Messungen geht hervor, daß die Lichtempfindlichkeit der helladaptierten Muscheln unmittelbar nach Beginn der Verdunklung verhältnismäßig rasch beträchtlich zunimmt, so daß ich sie schon

nach $2^1/_2$ Minuten angenähert hundertmal größer fand, als zu Beginn der Dunkeladaptation. Weiterhin nahm sie weniger rasch zu; nach ca. 30 Minuten Dunkeladaptation war sie um das ca. Zehnfache größer als $2^1/_2$ Minuten nach Beginn der Dunkeladaptation, also etwa 1000mal größer als beim hell- bzw. momentan dunkeladaptierten Tiere. Diese Zahlen machen gewiß nicht auf allgemeine Gültigkeit Anspruch, haben aber als Beispiel für den Umfang der adaptativen Aenderungen der Lichtempfindlichkeit bei einem normalen augenlosen Tiere wohl einiges Interesse. Auch bei *Solen* und bei *Pholas* konnte ich durch derartige Messungen eine adaptative Steigerung der Lichtempfindlichkeit, zum Teile um das Vielhundertfache, nachweisen.

Bei Beurteilung der angeführten Werte ist folgendes zu berücksichtigen. Nach den bisher vorliegenden Untersuchungen wird angenommen, daß die ganze Oberfläche der Siphonen angenähert gleichmäßig für Licht empfindlich sei. Ist diese Annahme richtig, so können bei etwas eingezogenem Sipho weniger empfindliche Elemente vom Lichte getroffen werden als bei ausgestrecktem, ähnlich so, wie etwa am Menschenauge bei durch Lichteinfall bereits verengter Pupille weniger Licht zur Netzhaut gelangen kann als bei weiter. So wenig aber die umfangreichen adaptativen Aenderungen im Menschenauge allein auf Wechsel der Pupillenweite zurückzuführen sind, so wenig können, wie eine einfache Ueberlegung zeigt, die adaptativen Vorgänge bei unseren Muscheln allein auf Verschiedenheit der Größe der jeweils dem Lichte zugängigen Siphopartien bezogen werden. Wenn es gelingen sollte, bestimmte lichtempfindliche Zellen in den fraglichen Siphonen nachzuweisen, so werden die vorstehenden Erwägungen unverändert zu Recht bestehen, falls solche Elemente etwa angenähert gleichmäßig über den Sipho verbreitet gefunden werden; sollte dies nicht der Fall sein, so müssen unsere Ueberlegungen eine entsprechende kleine Aenderung erfahren.

Die Wahrnehmung von Aenderungen in der Färbung bei Dunkelaufenthalt (etwa durch Ansammlung von Sehpurpur) wäre bei den weißlichen, unpigmentierten Siphonen von *Psammobia* am ehesten möglich; ich brachte daher einige Psammobien für eine halbe Stunde ins Helle, andere ebenso lange ins Dunkle. Von letzteren wurden darauf die Siphonen bei dunkelrotem Lichte möglichst rasch präpariert und mit jenen der hell gehaltenen Tiere bei gedämpftem, eben zur Beobachtung genügendem Lichte verglichen. Ich konnte hier keine Farbunterschiede zwischen den Hell- und Dunkelsiphonen wahrnehmen. Auch sonst habe ich an den von mir untersuchten Muschelarten nach längerem Dunkelaufenthalte bisher nichts auf Sehpurpur Deutendes finden können.

Ueber Lichtempfindlichkeit (bzw. Schattenempfindlichkeit) bei Muscheln lagen bisher folgende Beobachtungen vor. Ryder fand (1883) zuerst, daß die Auster auf plötzliche Beschattung mit Einziehen der Tentakel und Schließen ihrer Schalen antwortet. Aehnliche Angaben machte Patten (1886); sie wurden von Rawitz (1888) nachdrücklich bestritten, aber von Nagel (1896) in den wesentlichen Punkten bestätigt. Bedingung zum Gelingen ist, daß die Tiere längere Zeit ungestört waren; ist dies der Fall, so klappen bei plötzlicher Beschattung „mit einem Male sämtliche Austern ihre Schalen zu“. Bei *Unio pictorum* fand Nagel die Reaktion weniger energisch und auch etwas unsicherer als bei der Auster. Weiter wurde Schattenempfindlichkeit für *Mactra solidissima*, *Solen vagina* und *Solen ensis* von Sharp (1883), für *Cardium edule* von Drost (1887) nachgewiesen. Für *Arca Noae*, die

bekanntlich eine große Zahl von Augen besitzt, gab PATTEN (1887) an, daß sie für geringe Aenderungen der Lichtintensität äußerst empfindlich sei und bei jedem Schatten, der auf sie fällt, die Schalen schließt. Wurde ein Bleistift mit größter Vorsicht in die Nähe der offenen Schale gebracht, so daß kein wahrnehmbarer Schatten auf das Tier fiel, so schloß sie die Schale plötzlich und ebenso energisch als wäre ein tiefer Schatten auf sie gefallen. Das gleiche fand er für *Ostrea*, *Mactra stultorum*, *Mactra solidissima*, *Pinna* und *Avicula*; diese haben aber nach ihm keine ausgesprochenen Augen, sondern nur große, flache, pigmentierte Gruben mit zahlreichen Ommatidien. SHARP untersuchte die Siphonen mikroskopisch und glaubte die mit bestimmten pigmentierten Zelllagen versehenen braunen Rinnen an der Tentakelbasis als Sehorgane ansehen zu können; seine Meinung wurde später von RAWITZ und von NAGEL nachdrücklich bekämpft.

NAGEL fand unter einer größeren Zahl von Muscheln nur drei unempfindlich gegen Licht wie gegen Schatten, *Loripes*, *Solecurtus* und *Cardita*. (Von letzterer ist es ihm fraglich, ob sie unter normaleren Verhältnissen, als jenen, unter welchen er sie untersuchte, sich auch ganz unempfindlich zeigen würde.) Besonders lichtempfindlich fand er *Psammobia vespertina*, bei der er zwischen Belichtung und Reaktion eine Latenzzeit von ca. 1 Sekunde fand, ferner *Venus verrucosa* und *Gallina*, nächst diesen *Cytherea* und *Cardium*, bei welchen die Latenzzeit „so kurz ist, daß sie kaum bemerkbar ist“. Auch die asiphoniate Bohrmuschel *Lithodomus dactylus* fand er für Beschattung empfindlich und konnte hier die Erregbarkeit durch Wärme deutlich steigern.

Neben der Beschattungsreaktion konnte NAGEL bei fast allen diesen Muscheln auch Empfindlichkeit für Lichtstärkevermehrung wahrnehmen, so außer bei *Psammobia* auch bei *Solen* (*siliqua* und *ensis*). Nur auf Licht und nicht, oder nur ganz schwach, auf Schatten reagierten *Capsa fragilis* und *Lima hians*. Bei dieser letzteren, sehr lichtempfindlichen Art konnte man bisher keine Sehorgane nachweisen, während bei *Lima squamosa*, die bei Beschattung ihre Tentakeln einzieht, HESSE (1900) Sehorgane in Form sackförmiger Einstülpungen beschrieb, nicht unähnlich jenen bei *Patella*. *Lima inflata* ist augenlos und zeigt keinerlei Lichtreaktion.

Für *Venus* und *Cardium* gibt NAGEL an, daß hier die Schattenreaktion am meisten auffalle, „während die Lichtreaktion schon eine sorgfältige Beobachtung verlangt“. Bei meinen Versuchen hatte Belichtung selbst mit mäßigen Lichtstärken lebhafte Reaktion der genannten beiden Muschelarten zur Folge. Diese und andere Verschiedenheiten der Befunde erklären sich vielleicht zum Teile daraus, daß der Adaptationszustand, der, wie ich zeigen konnte, von großem Einfluß auf den Grad der Lichtreaktion ist, von keinem der früheren Untersucher berücksichtigt wurde. An den großen, pigmentierten Siphonen der Wellhornschnecke (*Buccinum undulatum*) konnte ich keinerlei Lichtwirkung nachweisen.

Eine eigentümliche Abhängigkeit der Art der Lichtreaktionen von äußeren Umständen erwähnt MITSUKURI (1901). Er fand *Littorina*, während sie bei Flut unter Wasser war, negativ, dagegen positiv, wenn sie bei Ebbe der Luft ausgesetzt war. Aehnliche Angaben macht BOHN (1905 und 1907, zitiert nach MAST) für *Littorina*, *Hedista diversicolor*, *Actinia equina*. BOHNs Angabe, daß dieser periodische Wechsel der Art der Reaktionen auch im Aquarium (also ohne Ebbe und Flut) einige Tage fortdaure, konnte MAST (1911) bei Wiederholung solcher Versuche nicht bestätigen. *Littorina rudis* bewegt sich nach BOHN (1909) auf eine schwarze Fläche zu, bei Wirkung zweier schwarzer Flächen bewegt sie sich nach einer zwischen beiden gelegenen Stelle.

Die bisher mitgeteilten Angaben früherer Beobachter beziehen sich so gut wie ausschließlich auf Reizung mit gemischtem, ange-

nähert farblosem Lichte. Versuche mit farbigen Reizlichtern waren nur an zwei Muschelarten vorgenommen worden, von R. Dubois (1892) an *Pholas dactylus* und von Nagel (1896) an *Psammobia vespertina*. Nagel gibt selbst an, nur mit „etwas primitiven" Hilfsmitteln beobachtet zu haben: Licht, das durch ein Rubinglas gegangen war, hatte keinerlei Wirkung, dagegen wirkte solches, das durch einen mit Kupferammoniumsulfat gefüllten Trog gegangen war, noch in hohem Maße reizend auf die Siphonen. Er schloß daraus, daß hier „die Strahlen vom stärker brechbaren, violetten Ende des Spektrums, die chemisch wirksameren Strahlen, die stärkere Reizwirkung ausüben"; die blaue Flüssigkeit schwäche die Reizwirkung kaum ab, „eben deshalb, weil sie die chemisch wirksamen Strahlen durchläßt".

Nach meinen oben mitgeteilten Versuchen bedarf eine solche Auffassung nicht mehr besonderer Widerlegung.

Auch die einzigen früher mit homogenen Lichtern von Dubois an *Pholas* angestellten Versuche haben zu irrigen Ergebnissen und zu unhaltbaren Schlüssen über die Lichtempfindlichkeit jener Muscheln geführt.

R. Dubois stellte sich vor, daß das Licht bei *Pholas*, indem es auf die pigmentierten epithelialen Elemente fällt, Veränderungen hervorrufe, die zur Kontraktion der subepithelialen kontraktilen Fasern führen, in welche jene sich fortsetzen. Er bezeichnet diese Elemente als „système avertisseur". Die nervösen Elemente der darunter gelegenen Schichten würden dadurch erschüttert („ébranlés") und diese nervöse Erschütterung werde zu den Ganglien an der Basis des Sipho geleitet; von ihnen gehe die Reflexerregung aus, die die ganze longitudinale Muskulatur zur Bewegung bringe. Es ist hier nicht der Platz, auf die Duboissche Hypothese einzugehen; für die uns beschäftigenden Fragen sind wesentlich folgende Angaben von Interesse, bei welchen die Reaktionen des Sipho graphisch registriert wurden (auch den vom Körper getrennten Sipho hat Dubois zu solchen Versuchen verwendet).

Das schwächste Licht, mit dem eben merkliche Kontraktion des *Pholas*-Sipho ausgelöst werden konnte, entsprach $^{1}/_{400}$ Kerze. (Auf den Einfluß der Adaptation wurde auch hier nicht geachtet.) Die Amplitude der vom verkürzten Sipho geschriebenen Kurve wurde im allgemeinen 10mal größer, wenn die Belichtungsstärke 100mal größer wurde. Aus Versuchen am Spektrum schloß Dubois, daß man Kontraktionen des Sipho mit allen homogenen Lichtern hervorzurufen vermöge, die unser Auge unterscheiden kann. „La pholade est donc impressionnée par les mêmes couleurs que nous." Er begeht also hier den gleichen Fehler, in den Paul Bert bei Untersuchung der Daphnien verfallen war (s. d.). Dubois meinte weiter, die Empfindung der Lichtintensität hänge von der „Amplitude der dermatoptischen Kontraktion des système avertisseur" ab, während die Farbenempfindung „von der mehr oder weniger großen Schnelligkeit dieser Kontraktion" abhänge. Im Sonnenspektrum nehme das Maximum der Kontraktionsamplitude ab in der Reihenfolge: Gelb, Grün, Blau, Violett, Rot; bei Versuchen mit farbigen Gläsern (über deren Art keine näheren Angaben gemacht werden) und mit farblos weißem Lichte lag das Maximum der Kurve im weißen Lichte, danach folgte Grün, Gelb, Blau, Violett, Rot. —

Von weiteren Angaben über Lichtreaktionen bei Mollusken sind mir folgende bekannt geworden:

Graber (1884) untersuchte von Schnecken *Planorbis corneus, Limnaeus stagnalis* und *Helix nemoralis* mit seiner Zweikammermethode; erstere fand er ausgesprochen „leukophil", sie zeigte ferner geringe Vorliebe für Blau gegen Rot. Das gleiche war, in noch höherem

Grade, bei der Schlammschnecke und anscheinend auch bei *Helix* der Fall. Nach WILLEM (1891) dagegen soll *Planorbis* und ein Teil der anderen Schnecken, wie *Limax*, *Helix aspersa* u. a. leukophob sein, *Helix nemoralis* und *pomatia* aber leukophil. Auch bei geblendeten Pulmonaten glaubte er „dermatoptische" Wahrnehmungen festgestellt zu haben; bei *Helix aspersa* seien diese ungefähr halb so lebhaft wie die der normalen Tiere.

DRIESCH (1890) fand bei Versuchen, die ähnlich wie die von GRABER angestellt wurden, *Littorina rudis* bei Hell-Dunkelwahl „dunkelhold", bei Rot-Blauwahl „rothold" und bei einseitiger Rot- oder Blaubelichtung photophob.

Nach NAGEL (1894) erschrickt *Helix (pomatia* oder *hortensis)* bei plötzlicher Beschattung, „was sich darin äußert, daß alle 4 Fühler eingezogen werden und der Kopf ein wenig zurückzuckt". Diese Bewegung erfolgt „noch fast ebenso deutlich und plötzlich, wenn man das Tier einige Zeit (Minuten, Stunden oder Tage) vor dem Versuche (durch Abschneiden der Fühlerenden) seiner Augen beraubt hat".

FRANDSENS (1901) Versuche an *Limax maximus* ergaben deutliche, aber individuell verschiedene Phototaxis, die bei hohen Lichtstärken durchschnittlich stark negativ war und deren Grad mit der Stärke des Lichtreizes abnahm, so daß bei einer gewissen Reizstärke keine Reaktion nachzuweisen war; wurde der Reiz noch geringer, so zeigte sich positive Phototaxis (ähnliches hat ADAMS für *Allolobophora* angegeben [s. d.]), und zwar war diese bis zu einer gewissen Reizlichtstärke herab immer ausgesprochener, danach nahm sie wieder bis zur völligen Dunkelheit ab; die Reaktionen werden wahrscheinlich durch das Auge vermittelt. Die rechte Seite des Körpers fand FRANDSEN weniger reizempfindlich als die linke. (Im Dunkeln sollen diese Tiere immer größer werdende Spiralbewegungen, doch dazwischen fast immer auch Schleifen machen. Einige machten jene nach rechts, andere, weniger zahlreiche, nach links.)

Endlich ist eine alte Angabe von LACAZE-DUTHIERS (1857) zu erwähnen, wonach *Dentalium elephantinum* bei Belichtung des Fußes diesen einzieht und sich bei Bestrahlung des ganzen Tieres in seine Schale zurückzieht.

E. Würmer.

Die ersten Angaben über Bewegungen des Regenwurmes (*Allolobophora*) bei Belichtung machten, soweit ich sehen kann, CONFIGLIACHI und RUSCONI (1819), später haben HOFFMEISTER (1845), BRIDGMAN und NEWMAN (1849), DARWIN (1881), GRABER (1884), YOUNG (1892), HESSE (1897), in neuester Zeit SMITH (1902), ADAMS (1903), HOLMES (1905), HARPER (1905), COLE (1907) die Lichtempfindlichkeit des Regenwurmes untersucht. Alle stimmen darin überein, daß er negativ phototropisch sei, nur ADAMS (1903) gibt an, er sei nur für Bogenlicht von 192—0,012 Meterkerzen negativ, dagegen für Bogenlicht von 0,0011 Meterkerzen positiv phototropisch; daß der Wurm zur Nachtzeit aus der Erde komme, beruhe auf diesem positiven Phototropismus für sehr schwache Reizlichter.

DARWIN bestrahlte Regenwürmer des Nachts mit einer „Bulls eye"-Laterne mit Scheiben von dunkelblauem und rotem Glase, „die das Licht so stark abschwächten, daß sie nur mit ziemlicher Schwierigkeit gesehen werden konnten". Die Würmer wurden durch solches Licht nachts nicht affiziert, „seine Farbe brachte allem Anscheine nach keine Verschiedenheit im Resultat hervor". „Wenn das Licht nur

kurz mittels einer großen Linse auf das vordere Körperende konzentriert wurde, so zogen sie sich meist augenblicklich zurück. Doch hatte dieses konzentrierte Licht vielleicht einmal unter $^1/_2$ Dutzend Versuchen keine Wirkung." „Da diese Tiere keine Augen haben, so müssen wir annehmen, daß das Licht durch ihre Haut durchtritt und in irgendeiner Weise ihre Hirnganglien reizt."

Graber fand in einem zur Hälfte belichteten, zur Hälfte dunkel gehaltenen Gefäße nach jedesmal einer Stunde die große Mehrzahl der Regenwürmer in der dunklen Hälfte angesammelt. Ward der Behälter zur einen Hälfte mit rotem, zur anderen mit blauem Glaslichte bestrahlt, so ging die Mehrzahl der Tiere ins Rot; bei verschiedenen farbigen Lichtern war „der Reaktionsunterschied um so größer, je weiter die verglichenen Farben (im Spektrum) auseinander lagen". War eine Hälfte des Behälters mit einem „Dunkelweiß mit Ultraviolett" bestrahlt, die andere Hälfte mit „Hellweiß ohne Ultraviolett", so gingen fast alle Würmer in das ultraviolettlose Weiß, obschon dieses uns heller erschien (s. u.). Graber meint danach, die große „Blauscheu" des Regenwurms bei den vorher beschriebenen Rot-Blau-Versuchen habe ihren Grund vornehmlich in dem dem angewendeten Blau beigemengten Ultraviolett. Meine unten mitzuteilenden Versuche erweisen die Irrigkeit dieser Angaben.

Da nach Hoffmeister und Darwin die große Lichtempfindlichkeit der Regenwürmer nur auf das cerebrale Vorderende beschränkt sein sollte, schnitt Graber das Vorderende von Würmern (in der Regel in einer Länge von 7 mm) ab und wiederholte seine Versuche, mit dem einzigen Unterschiede, daß er die Tiere jetzt 4—12 Stunden in den Versuchskästen ließ und dann zählte. Er fand auch jetzt fast immer wesentlich mehr Würmer in der dunklen als in der hellen Hälfte und schloß daraus, „daß sich die Lichtempfindlichkeit der Regenwürmer auf die ganze Haut erstreckt, also nicht ausschließlich an die vorderen Ganglien gebunden ist". Da solche Tiere auch die rot bestrahlte Hälfte der blauen vorziehen, glaubte Graber, „daß auch die Farbenempfindlichkeit der ganzen Haut eigentümlich ist". Er nahm an, daß hier die Lichtempfindung allgemein durch die Haut vermittelt werde, und sprach demgemäß von „photodermatischen Empfindungen".

Auch Young fand später die Würmer an ihrer ganzen Körperoberfläche lichtempfindlich. Mast (1911) meint, die Orientierung bei *Allolobophora* stehe vollständig unter der Kontrolle der ersten 5 oder 6 Segmente, doch sei wahrscheinlich die ganze Oberfläche empfindlich für Licht.

Nach Parker uud Arkin erwies sich (1901) bei den von ihnen untersuchten Regenwürmern die richtende Wirkung des Lichtes auf das vordere Drittel viel stärker als auf das mittlere, bei Belichtung des hinteren Drittels schwand sie fast ganz; weitaus am stärksten wirkte Belichtung des ganzen Wurmes. Cole brachte Regenwürmer in die Mitte zwischen zwei gleich starke, aber verschieden große Lichtquellen und fand, daß sie sich diesen gegenüber indifferent verhielten (während z. B. *Vanessa* in gleichem Falle immer der größeren Lichtquelle zustrebte [s. o.]).

Hesse wies in der Epidermis von 10 verschiedenen Arten von Regenwürmern unter der Cuticula gelegene Zellen mit hellem Plasma nach, die einen eigentümlichen Binnenkörper enthalten und mit einer feinen Nervenfaser verbunden sind. Da er in ihnen Organe der Lichtempfindung vermutet, bezeichnet er sie als Sehzellen, jene Binnenkörper in ihnen als „Phaosomen". Er fand sie am zahlreichsten in der Ober-

lippe, viel spärlicher in den folgenden Segmenten, wieder etwas zahlreicher am Schwanzende; in Uebereinstimmung damit fand er die Würmer, die er in langen, mit verschieblichen schwarzen Hülsen versehenen Glasröhren untersuchte, auch bei Zerschneidungsversuchen am ganzen Körper lichtempfindlich, und zwar am stärksten am Kopfe; entsprechend dem Schwanzende zeigte sich ein zweites, weniger hohes Maximum.

Nach diesen Beobachtungen Hesses erscheint die Annahme von „dermatoptischen“ Empfindungen beim Regenwurme nicht mehr unerläßlich, ist es doch nach den bisher vorliegenden Befunden wohl möglich, daß die Lichtwahrnehmung nicht gleichmäßig durch die ganze Haut vermittelt wird, sondern nur durch jene primitiven Lichtsinnesorgane.

Der Wert der oben erwähnten, insbesondere der vergleichenden Angaben über die verschiedene Empfindlichkeit verschiedener Körperteile wird wieder wesentlich dadurch beeinträchtigt, daß auch bei diesen Versuchen auf den Adaptationszustand der Tiere bisher nie Rücksicht genommen worden ist.

Smith (1902), Holmes (1905) und Harper (1905) untersuchten genauer die Art, in der sich die Würmer bei Belichtung bewegen, und heben die suchenden Bewegungen hervor, die jenen ähnlich sind, welche Jennings als „trial and error“ beschreibt. Für *Perichaete* erwähnt Harper, daß bei starkem Lichte der Wurm sich von der Lichtquelle wegwende, bei schwachem aber seien die „Versuchsbewegungen“ (trial movements) gut zu erkennen.

Ich selbst habe Beobachtungen mit farbigem und mit ultraviolettem Lichte bei Regenwürmern in der folgenden Weise vorgenommen: Vor einer passend aufgestellten Bogenlampe war zunächst ein rubinrotes Glas (Rotfilter), dicht neben diesem leicht verschieblich ein Blaufilter so angebracht, daß die Tiere, die auf einer feuchten Glasplatte krochen, rasch und ohne Zwischenbelichtung abwechselnd mit dem roten und mit dem blauen Lichte bestrahlt werden konnten; in zahlreichen Versuchen ergab sich übereinstimmend, daß plötzliche Bestrahlung des Vorderendes längere Zeit dunkel gehaltener Tiere selbst mit für uns sehr hell rotem Lichte meist keine Wirkung hatte. Sobald aber das blaue Glas vorgeschoben wurde, zogen von den Tieren, deren Vorderende gerade in den blauen Lichtkegel zu liegen kam, viele dieses rasch und zum Teile lebhaft zurück. Bei Uebergang von Blau zu Rot zeigte kein Tier Retraktionsbewegungen. Diese starke Wirkung des Blau gegenüber dem Rot war auch dann sehr ausgesprochen, wenn ersteres unserem helladaptierten Auge beträchtlich dunkler erschien als das Rot. Das Zurückzucken der Tiere bei Erscheinen des Blau ist in den ersten Versuchen nach Dunkelaufenthalt immer am lebhaftesten, bei Wiederholung derselben in der Regel viel schwächer. Wird nach der Blaubelichtung das blaue Glas weggezogen, so daß nun das farblose, helle Licht der Bogenlampe auf die Tiere fällt, so erfolgt in der Regel nach kurzer Latenzzeit eine neue, ziemlich starke Reaktion. Wird nun sofort wieder mit Rot und danach mit Blau belichtet, so ist in der Regel das Blau ganz oder fast ganz ohne Wirkung.

Die verhältnismäßig geringe und anscheinend individuell verschiedene Erregbarkeit auch gleichmäßig dunkeladaptierter Regenwürmer machte genauere Untersuchungen am Spektrum unmöglich. Immerhin konnte ich mehrfach feststellen, daß Regenwürmer bei Bestrahlung mit für uns hellem spektralen Rot keine Reaktion zeigten, dagegen bei Uebergang in das Grün des gleichen Spektrums sich

mehr oder weniger lebhaft zurückzogen; bei weiterem Uebergange vom Grün zum Blau sah ich keine weitere Retraktion erfolgen.

Bei den hier geschilderten Versuchen lagen die Tiere auf einer großen feuchten Glasplatte, die ich so hielt, daß der eben zu untersuchende Wurm in seiner ganzen Länge von einem bestimmten homogenen, z. B. roten Lichte bestrahlt wurde; dann verschob ich die Platte so, daß das ganze Tier ins Gelb bzw. Grün oder Blau des Spektrums kam. Andere Würmer legte ich senkrecht zur Richtung der ersten, so daß z. B. ihr Körper im Ultrarot, ihr Kopf im Rot lag und letzterer bei Verschieben der Platte ins Gelb bzw. Grün etc. kam.

Daß es sich bei den hier besprochenen Reaktionen nicht um eine „Farbenempfindlichkeit“, „Blauscheu“ bzw. „Rotvorliebe“ (Graber) des Regenwurmes handelt, bedarf nach allen meinen früheren Darlegungen keiner erneuten Betonung. Auch für diese Würmer sind die relativen Reizwerte der verschiedenen farbigen Lichter anscheinend ähnlich (oder gleich) den relativen Helligkeitswerten für die anderen von mir untersuchten Wirbellosen und für das total farbenblinde Menschenauge; ihre scheinbare „Blauscheu“ entspricht der Neigung, von zwei für sie verschieden hellen Räumen den weniger hellen aufzusuchen; sicher ist diese „Blauscheu“ nicht, wie Graber meinte, auf dem Blau beigemischtes Ultraviolett zu beziehen (s. u.).

Auch Versuche, die ich über adaptative Empfindlichkeitsänderungen beim Regenwurme anstellte, stießen auf Schwierigkeiten, weil die Erregbarkeit der Tiere anscheinend individuell verschieden und weil auch die Bestimmung der Grenze, bei der eben merkliches Zurückziehen erfolgt, hier viel schwieriger ist, als z. B. bei siphoniaten Muscheln. Doch konnte ich mich wiederholt überzeugen, daß Würmer, die längere Zeit im Hellen gestanden hatten, unmittelbar nach Eintritt ins Dunkelzimmer verhältnismäßig schwach oder gar nicht reagierten bei Bestrahlung mit einem Lichte, das bei lange dunkel gehaltenen Würmern meist lebhaftes Zurückziehen zur Folge hatte. Auch die vorher beschriebenen Versuche mit Rot- und Blaubelichtung lassen den Einfluß der Adaptation erkennen. Also auch hier ist eine deutliche Zunahme der Lichtempfindlichkeit durch Dunkelaufenthalt einwandfrei nachweisbar; auf genauere Bestimmung ihres Umfanges mußte ich aus den angeführten Gründen verzichten.

Bei vielen Versuchen mit farbigen Glaslichtern benutzte ich statt des Blaufilters das dunkle, für Ultraviolett durchlässige Blauuviolglas; auch hier zogen sich bei Uebergang von Rot zu Blau die Würmer rasch zusammen, gleichgültig ob ich das Blauuviolglas allein vorschob, oder zugleich noch die Schwerstflintplatte, durch welche die ultravioletten Strahlen größtenteils ausgeschaltet wurden (vgl. p. 653). Niemals reagierten die Würmer, wenn ich sie zunächst mit ultraviolettarmem Blau (= Blauuviol + Schwerstflintglas) bestrahlte und dann durch rasches Wegziehen der Schwerstflintplatte der Wirkung der ultravioletten Strahlen aussetzte.

Auch bei solchen Versuchen, wo ich die Würmer plötzlich mit dem angenähert farblosen Lichte der Bogenlampe bestrahlte, war die Wirkung keine merklich andere, wenn die ultravioletten Strahlen durch Vorhalten der Schwerstflintglasplatte großenteils ausgeschaltet waren, als bei voller Wirkung des Bogenlichtes.

Da meine Befunde den oben erwähnten Grabers widersprachen, stellte ich noch weitere Versuche in ähnlicher Weise an, wie es früher

Graber getan hatte: Ich brachte 10—20 frische Würmer in ein rechteckiges, 10×20 cm großes Gefäß aus mattschwarzem Blech mit etwa 1 cm hohen Rändern. Wurde eine seitliche Hälfte des Gefäßes mit einem schwarzen Karton bedeckt, die andere unbedeckt gelassen, so waren genügend frische Tiere meist schon nach wenigen Minuten größtenteils unter dem Karton angesammelt. War die eine Hälfte mit für uns hellrotem, die andere mit für uns dunkelblauem Glase bedeckt, so sammelten sich bald die meisten unter dem Rot. Während also hier meine Ergebnisse den Graberschen entsprechen, ist dies nicht der Fall bei den Versuchen mit ultraviolettem Lichte: Hatte ich über die eine Hälfte des Behälters eine gewöhnliche Glasplatte gedeckt oder sie ganz unbedeckt gelassen, über die andere die für ultraviolette Strahlen fast undurchlässige, angenähert farblose Schwerstflintglasplatte, so verteilten die Tiere sich im ganzen Behälter gleichmäßig und sammelten sich nicht unter der Schwerstflintplatte. Wurde eine Hälfte mit der für Ultraviolett in hohem Grade durchlässigen, für uns schön blauen Blauuviolplatte bedeckt, die andere mit der Schwerstflintplatte, so gingen die Tiere bald unter die für uns dunklere Blauuviolplatte usf. Bei keinem von allen meinen Versuchen konnte ich eine Wirkung des ultravioletten Lichtes auf den Regenwurm wahrnehmen. Damit soll selbstverständlich nicht gesagt sein, daß ultraviolettes Licht für den Regenwurm überhaupt unwirksam sei. Wissen wir doch aus schönen Untersuchungen von Hertel (1906), daß Bestrahlung des freigelegten Bauchstranges des Regenwurmes mit Licht von 280 $\mu\mu$ zunächst deutliche Kontraktion der im Reizbezirke liegenden Elemente, weiterhin lebhafte Krümmungen des ganzen Tieres zur Folge hat, während Bestrahlung mit sichtbarem blauen oder gelben Lichte in derselben Intensität ohne Wirkung ist.

Im folgenden gebe ich eine kurze Zusammenstellung einiger weiterer Angaben über Lichtreaktionen bei verschiedenen Würmern.

Graber untersuchte mit seiner Zweikammermethode den Pferdeegel (*Aulacostomum gulo*) und *Nephelis vulgaris*. Ersteren fand er lichtscheu und blauscheu, sowie ultraviolettscheu; bei letzterem war die Blauscheu noch größer als bei ersterem. Cole (1907) fand *Bipalium Kewense*, eine Planarie, die mit leichtem Hin- und Herwenden des Kopfes kriecht, äußerst empfindlich auch für sehr schwache Reizlichter, von welchen sie sich stets wegwendet.

Unter den marinen Polychäten fand Driesch (1890) *Polynoë* bei Hell-Dunkelwahl dunkelhold, bei Rot-Blauwahl rothold, bei einseitiger Blau- oder Rotbelichtung photophop.

Loeb untersuchte (1893) *Planaria torva* und bezeichnete sie als „unterschiedsempfindlich“, da die Tiere nicht durch Licht gerichtet werden, aber sehr prompt auf Aenderungen der Intensität reagieren. Bei Abnahme der Lichtintensität kamen sie zur Ruhe, Erhöhung derselben erhöhte ihren Bewegungsdrang. Walter untersuchte (1907) verschiedene Planarien eingehend mit Rücksicht auf die Art ihrer Orientierung; Mast (1911) studierte *Leptoplana tremellaris* und andere Polycladen. Sie reagierten alle positiv auf Licht und zeigten direkte Orientierung, ohne vorhergehende suchende Bewegungen.

Parker und Burnett (1900) fanden, daß augenlose Planarien in der gleichen Weise auf Licht reagieren, wie augentragende, indem sie sich vom Lichte fortbewegen; doch geschehe dies weniger präzis und oft in geringerem Umfange als bei den augentragenden Tieren; letztere bewegen sich auch viel schneller als erstere.

(Die von Loeb vorgeschlagene Aufstellung einer besonderen als „unterschiedsempfindliche Tiere“ bezeichneten Gruppe halte ich für wenig glücklich und zu Verwirrung führend, denn auch die „heliotropischen“ Tiere sind selbstverständlich sämtlich „unterschiedsempfindlich“; wird doch ihr ganzer „Heliotropismus“ erst eben dadurch möglich, daß sie für Helligkeitsunterschiede empfindlich sind; die von Loeb als „unterschiedsempfindlich“ bezeichneten Tiere sind also in dieser Hinsicht in keiner Weise von den von ihm als heliotropisch bezeichneten verschieden; lediglich die Aeußerung ihrer Lichtreaktion ist hier eine etwas andere als dort.)

Mit Loebs Angaben über *Planaria* stimmen jene von Hesse (1896) insofern nicht ganz überein, als letzterer erwähnt, daß die fraglichen Tricladen „erst bei Beginn der Dämmerung aus ihren Verstecken hervorkommen und auf dem Boden des Gefäßes herumzukriechen beginnen“. Die Versuche Hesses dagegen decken sich im wesentlichen mit jenen von Loeb: die Tiere kriechen in einem zur Hälfte belichteten, zur Hälfte verdunkelten Kasten bald nach der dunklen Hälfte, und zwar immer so, daß sie zunächst sich vom Lichte abwenden und zur Hinterwand des Kastens kriechen; „dort angekommen, folgen sie der Hinterwand, und zwar bisweilen nach der falschen Richtung, so daß sie eine Zeit umherirren, ehe sie den Weg ins Dunkle finden. Sobald sie den Schatten erreicht haben, bleiben viele sofort ruhig liegen, andere kriechen noch weiter in das Dunkel hinein“. *Dendrocoelum lacteum* reagierte gegen das Licht stärker als *Euplanaria gonocephala* (letztere hat insofern höher organisierte Augen, als sie 5—6mal mehr Licht wahrnehmende Elemente besitzt.)

Von Interesse sind auch Versuche, in welchen Hesse bei *Euplanaria* das Vorderende mit den Augen abschnitt. Auch solche Tiere flohen das Licht, doch war solches viel weniger der Fall als bei den mit Augen versehenen. Hesse meint, es handle sich hier nicht um Wahrnehmung des Lichtes als solchen, sondern um eine durch chemische Vorgänge im Innern des Tieres hervorgerufene, ihnen unangenehme Lichtwirkung. (Ueber den von Hesse bei einigen Planarien gefundenen roten Farbstoff siehe unten p. 736.)

Weiter machte Hesse (1896) Versuche über die Lichtempfindlichkeit einiger limivoren Anneliden. Bei *Branchiomma vesiculosum* hatte schon Claparède (1868) gesehen, daß bei kleinen Bewegungen der Hand oder des Kopfes das Tier sich in seine Röhre zurückzieht. Hesse wies nach, daß es sich dabei um eine Verdunklungsreaktion handelt, während plötzliche Belichtung hier ohne Wirkung ist. Nachdem er die Spitzen der Kiemen mit den Augen abgeschnitten hatte, reagierten solche Tiere meist nicht mehr auf Verdunklung. (In einem Falle reagierte ein geblendetes Tier noch auf Verdunklung; da sich ein zurückgebliebenes Kiemenauge nicht nachweisen ließ, vermutet er, daß die Reaktion hier auf Rechnung der Kopfaugen zu setzen sei.)

Auch bei *Serpula contortuplicata* ziehen sich bei leichter Verdunklung alle roten Kiemenkronen sofort für kurze Zeit zurück. Hier sind, im Gegensatze zu *Branchiomma*, keine Augen vorhanden, doch finden sich im Gehirn oder in dessen nächster Nachbarschaft Anhäufungen von Pigmentbechern, in deren jedem eine Zelle steckt („Becheraugen“). Der Versuch kann hier beliebig oft wiederholt werden, während *Bispira voluticornis*, die gleichfalls schattenempfindlich ist, bei öfterer Wiederholung nicht mehr reagiert.

Bei den beiden folgenden Arten, *Amphitrite* und *Arenicola*, sind Augen bisher nicht nachgewiesen. *Amphitrite rubra* und *A. variabilis* ziehen bei plötzlicher Belichtung die im Dunkeln ausgestreckten Kiemen nach einer Latenzzeit von etwa einer Sekunde ganz ein. *Arenicola Grubei* zieht bei Belichtung des Kopfendes dieses ähnlich wie Regenwürmer, nur etwas langsamer, zurück. Belichtung des Schwanzendes hat viel langsameres Einziehen desselben zur Folge.

Mast erwähnt für die mit kleinen Augenflecken versehenen Larven von *Arenicola cristata*, daß die freischwimmenden, um ihre Längsachse rotierenden Tiere auf

Licht positiv reagieren. Werden sie unter einem Deckglase so gehalten, daß sie nicht rotieren können, so wird bei einseitiger Belichtung der Kopf plötzlich gegen das Licht gedreht, unter Umständen so stark, daß der vordere Körperteil in rechtem Winkel zum Hinterende steht.

Für Bryozoen gibt GRABER an, daß einige, wie *Cristatella*, hellliebend, andere, wie *Paludicella*, dunkelliebend seien.

NAGEL (1896) fand *Spirographis Spallanzani* ausgesprochen schattenempfindlich; bei mäßiger Beschattung der längere Zeit ungestört gelassenen Tiere zogen viele sich sofort rasch in ihre Röhren zurück. LOEB (1890) fand, daß *Spirographis*, wenn sie längere Zeit von einer Seite her einfallendem Lichte ausgesetzt werden, alle ihre oralen Pole der Lichtquelle zukehren und ihre Röhren so lange krümmen, bis die Achse eines Kiemenkranzes in die Richtung der Lichtstrahlen fällt. Analoges zeigte *Serpula uncinata*.

Beim Blutegel konnte NAGEL keine Lichtreaktion nachweisen. HOLMES (1905) dagegen fand, daß dieser in wesentlich ähnlicher Weise, wie der Regenwurm auf Licht reagiert: bewegt sich das vordere Ende gegen eine stärkere Lichtquelle, so wird es rasch zurückgezogen und dann gewöhnlich wieder in einer anderen Richtung ausgestreckt. Ist das Licht weniger stark, so bewegt das Tier den Kopf mehrmals vorwärts und zurück und setzt ihn dann in der von der Lichtquelle abgekehrten Richtung nieder. Ist es von der Lichtquelle abgewendet, so kriecht es in angenähert gerader Linie von dieser weg.

GAMBLE und KEEBLE (1904) untersuchten die Lichtreaktionen bei *Convoluta roscoffensis*, einer grünen Turbellarie, bei der GEDDES schon früher (1879) positiven Phototropismus nachgewiesen hatte. Sie fanden, daß letzterer nur unter bestimmten Bedingungen eintritt; plötzliche Vermehrung der Lichtstärke ruft negativen Phototropismus hervor, der Untergrund kann phototropische Reaktionen hemmen. Beim Ausschlüpfen ist *Convoluta* nicht phototropisch, wird es aber schon nach wenigen Stunden. Wird ein Tier quer halbiert, so zeigt nur die vordere Hälfte Phototropismus. Dieser wird durch die grünen Strahlen hervorgerufen; die blauen Strahlen haben keine phototropische Wirkung, die violetten rufen schwachen negativen Phototropismus hervor.

MINKIEWICZ fand (1906) *Lineus ruber* (eine kleine Nemertine) „positiv erythrotropisch und gleichzeitig negativ ianthinotropisch (purpurotropisch)“. Bei diffusem Dämmerlichte kroch das Tier auf ein rotes Glas, das vor den Behälter gehalten wurde, zu, von einem blauen Glase weg, bei stärkerer diffuser Belichtung (Tageslicht) kroch es auf ein gelbes Glas zu, von einem grünen Glase weg. Da bei diesen Versuchen auch durch die hintere, nicht verdeckte Wand des Behälters für das Tier Licht einfiel, sind dieselben hier nicht genügend verwertbar; es hat nach MINKIEWICZ' Angaben den Anschein, daß es sich einfach um ein „negativ phototropisches“ Tier mit den Sehqualitäten eines total Farbenblinden handelt; habe ich doch mehrfach zeigen können, daß „negativ phototropische“ Tiere, deren Sehqualitäten ähnliche oder die gleichen sind, wie die des total farbenblinden Menschen, bei Wahl zwischen verschiedenen farbigen Lichtern das Rot aufsuchen, das ja für solche Tiere nur sehr geringen Helligkeitswert besitzt.

MINKIEWICZ gibt weiter an, daß die fraglichen Tiere, in „mit 25—80 Teilen destillierten Wassers verdünntes Seewasser hineingelegt nach einiger Zeit, gewöhnlich am nächsten Tage, einen derartig veränderten Chromotropismus zeigen, daß die vorher positiv wirkenden Strahlen nunmehr eine negative Wirkung ausübten, und

umgekehrt, die Würmer werden ianthinotropisch (purpurotropisch) und wenden sich den früher gemiedenen violetten, blauen etc. Strahlen und Flächen zu, dagegen bleibt das Verhältnis zum Tageslicht unverändert „negativ". Nach einigen Tagen kehren die im verdünnten Seewasser sich befindenden Stücke zur früheren Norm zurück, die Inversion des Chromotropismus verschwindet; damit nicht genug, kann man wiederholt eine Inversion erzielen, wenn man die Würmer nach einiger Zeit in normales Wasser zurückversetzt". Auch bei diesen Versuchen ist der Adaptationszustand der Tiere nicht berücksichtigt, der, wie ich z. B. für Daphnien nachwies (s. d.), bei Krebsen für ihr Verhalten ausschlaggebend sein kann; für die Frage nach etwaigem Farbensinne der Nemertinen sind Minkiewicz' Versuche nicht zu verwerten.

F. Echinodermen.

Bei den Echinodermen wurde, soweit ich sehe, zuerst von Romanes und Evert (1881) für Seeigel, Holothurien und Seesterne Lichtempfindlichkeit nachgewiesen. Graber (1885) und später Driesch (1889) fanden, daß kleine *Asteracanthion rubens* sich ziemlich rasch zum Hellen bewegen. Ersterer fand sie außerdem „ungemein rotscheu und ultravioletthold". Ich sah wiederholt, daß in einem zur Hälfte verdunkelten Gefäße genügend frische Seesterne schon nach weniger als 1 Minute sich im Hellen gesammelt hatten.

Sarasin (1887) fanden unter den Seeigeln *Diadema setosum* prompt auf Beschattung reagierend (die von ihnen dort für Augen gehaltenen Flecken erklärte Cuénot später für Drüsen).

Weiter sind hier die bekannten Untersuchungen v. Uexkülls (1896) an *Centrostephanus longispinus* zu erwähnen; dieser wird nicht nur durch Licht in seiner Bewegungsrichtung beeinflußt, sondern reagiert auch auf Beschattung, indem er seine Stacheln nach der beschatteten Seite wendet.

Bei graphischer Verzeichnung ergab sich, daß die Latenzzeit auf Beschattungsreiz nicht unter $^1/_2$ Sekunde sinkt, während jene auf mechanischen Reiz $^1/_{10}$ Sekunde nur wenig übersteigt. Der Beschattungsreflex ist abhängig von der Erhaltung der innerlich gelegenen Radialnerven, während jener auf mechanischen Reiz auch an kleinsten Schalenstücken voll erhalten bleibt. Die anatomische Basis ist für den Licht- und Schattenreflex nicht die gleiche. (Auf v. Uexkülls Theorie der fraglichen Erscheinungen kann hier nicht eingegangen werden.) Im Dunkeln entfärben sich die ganzen Tiere wie auch einzelne Schalenstückchen allseitig. Ueber den durch Alkohol ausziehbaren roten Farbstoff von *Sphaerechinus* s. p. 737.

Washburn (1908, vgl. Mast 1911) meinte, daß beim Seestern die Lichtreaktion von den an den Enden jeden Armes gelegenen Pigment- bzw. Augenpunkten abhängig sei, da Romanes nach Entfernung der diese tragenden Armteile keine Reaktion mehr sah. Dagegen fand Cowles (zit. nach Mast) bei *Echinaster crassispina* normale Lichtreaktionen noch 3 Stunden, nachdem 1 cm vom Ende jeden Armes abgeschnitten war. Weiter sah Cowles, daß in normaler Lage befindliche positiv reagierende Seesterne ihre Füßchen nach dem Lichte zu, dagegen auf den Rücken gelegte stets vom Lichte weg kehren.

Jennings (1906) untersuchte die Bewegungen von *Asterias Forreri*, der immer vom Lichte weg wandert, ohne dabei den Körper zu drehen, während Bohn (1907, vgl. 1909) bei verschiedenen Arten eine gewisse Tendenz fand, bei Aenderung der Lichtrichtung den Körper

entsprechend zu drehen. Ich selbst sah, daß *Asteracanthion rubens* zum Lichte zu gehen pflegt, ohne den Körper zu drehen.

Für Holothurien gibt PEARSE (1908) an, daß sie sich vom Lichte fortbewegen.

Ueber Lichtempfindlichkeit bei Schwämmen fand ich nur eine Beobachtung von MARSHALL (1882) an Larven von *Renicra filigrana*, die ausgesprochen lichtscheu waren und sich stets an der vom Lichte abgewendeten Seite der Aquarien sammelten. Vermutungsweise bringt MARSHALL die Erscheinung mit dem von ihm genauer untersuchten Pigmentflecke am einen Körperpole in Zusammenhang und regt an, zu untersuchen, ob vielleicht bei nicht lucifugen Spongien solche Pigmentflecke fehlen.

G. Cölenteraten.

Für *Hydra*, bei der Sehorgane bisher nicht gefunden sind, hat schon TREMBLEY (1744) die Neigung, zum Lichte zu gehen, beschrieben. WILSON (1891) berichtet über länger fortgesetzte, sehr eingehende Beobachtungen, in welchen er *Hydra* (*fusca* und *viridis*) für mäßiges Licht positiv heliotropisch fand: Die Tiere sammelten sich allmählich an der Fensterseite ihres Behälters, während sie bei Steigerung der Intensität in den Schatten von Blättern gingen oder den Gefäßboden aufsuchten; doch trat dies erst bei verhältnismäßig hohen Lichtstärken auf, wie sie für die gewöhnlichen Verhältnisse im Aquarium ungünstig sind. *Hydra viridis* ging lebhafter zum Lichte als *fusca*, letztere ließ sich, nachdem sie längere Zeit an der Oberfläche geblieben war, langsam zu Boden sinken und bewegte sich dann allmählich wieder auf das Licht zu; ein solcher Zirkel (der von Wärmestrahlen nicht beeinflußt wird) dauert 1—2 Tage oder auch Wochen. WILSON meint, die Bewegungen der *Hydra* zum Lichte kämen dadurch zustande, daß die Tiere im Lichte die meiste Gelegenheit haben, Nahrung zu finden, da auch die ihre Nahrung bildenden Daphnien zum Lichte gehen.

In Bassins, deren dem Lichte zugekehrte Seite in verschiedene, mit blauem bzw. gelbem und farblosem Glase bedeckte Abschnitte geteilt war, während vor einem vierten ein dunkler Schirm stand, sammelte sich die Mehrzahl der Hydren (*fusca* wie auch *viridis*) stets nach wenigen Tagen unter dem Blau. In einem zur Hälfte dem Tageslichte ausgesetzten, zur Hälfte mit blauem Glase bedeckten Behälter gingen die Tiere in größerer Zahl unter das Blau. Auch in dem 3 Zoll breiten Spektrum eines Argandbrenners sammelten sie sich vorwiegend zwischen den Linien G und F, also im Blau, und eine kleine Strecke weit nach dem Grün zu; dem Grün gegenüber schien *Hydra* ebenso gleichgültig zu sein, wie gegenüber dem Rot und dem Dunkel. Purpur (durch wässerige Methylviolettlösung hergestellt) wirkte, soweit sich dies bestimmen ließ, ebenso anziehend wie Blau. Für Ultraviolett schienen die Hydren ebenso gleichgültig zu sein wie für Ultrarot.

Ich selbst habe Versuchsreihen mit Hydren begonnen, über die ich, da sie noch nicht abgeschlossen sind, hier nur in aller Kürze berichten will. Entgegen den Angaben von WILSON fand ich, daß in Parallelwandbassins, deren eine Hälfte ich mit blauem Glase bedeckt

hatte, die Hydren (*fusca* wie *viridis*) regelmäßig nach 1—2 Tagen sich in der Mehrzahl in der farblosen Hälfte angesammelt hatten, auch dann, wenn ich ein ziemlich hell blaues Glas benützte; nie fand ich eine Ansammlung unter dem blauen Glase.

Mit spektralen Lichtern konnte ich bisher erst 3 Versuchsreihen anstellen, bei welchen die Tiere in ihrem Parallelwandbassin an 5—6 aufeinanderfolgenden Tagen während jedesmal 8 Stunden im Dunkelzimmer den Strahlen eines ca. 20 cm breiten Nernstlichtspektrums ausgesetzt, in der Zwischenzeit völlig dunkel gehalten wurden. Um die Verteilung der Tiere beurteilen zu können, fand ich es am zweckmäßigsten, vor Beginn der ersten Bestrahlung sowie nach jedem Bestrahlungstage Blitzlichtaufnahmen des Bassins zu machen, an welchem auf einem schmalen weißen Kartonstreifen die Gegend des äußersten Rot, sowie die des reinen Gelb, Grün und Blau verzeichnet war; die Tiere erschienen auf den Aufnahmen als kleine Pünktchen, der Einfluß der fortgesetzten Bestrahlung auf ihre Verteilung war an den Bildern bequem zu verfolgen. In einem Falle fand ich nach der Bestrahlung (*H. viridis*) im Gelbgrün und Grün fast gar keine Hydren, im Rot einige wenige, im Blau und Violett bis zum Ende des Spektrum waren sie, angenähert gleichmäßig verteilt, in großer Zahl vorhanden. In zwei anderen Versuchsreihen (je eine mit *H. viridis* und *fusca*) war schon am Ende des zweiten Bestrahlungstages deutliche Ansammlung der Tiere im Gelb und Grün erfolgt, im Blau und im Rot sah man wesentlich weniger Tiere als im Grün. Ich hoffe bald über weitere Versuche berichten zu können. —

Ueber die Art der Bewegungen der Hydren zum Lichte macht Mast (1911) unter anderem folgende Angaben: In völliger Dunkelheit scheinen die Bewegungen der Tiere gehemmt zu werden. Bei sub- und bei supraoptimalen Lichtstärken sind die Tiere beweglicher als bei den optimalen; neben den positiv phototropischen finden sich auch solche, die sich vom Lichte fortbewegen. Im positiven Zustande erreicht *Hydra* eine Stellung, bei der das Vorderende in suchenden Bewegungen sich zum Lichte wendet; in dieser Stellung bleibt sie länger als in allen anderen und beginnt gewöhnlich nur von einer solchen aus ihre Wanderungen. Die Art der Orientierung der Tiere gegen Licht ist in charakteristischer Weise von jener gegen den elektrischen Strom verschieden. Für ihre Orientierung kann weder die Symmetrie ihres Körpers, noch der Einfallswinkel der Strahlen, noch die Richtung der Strahlen durch den Körper, noch lokale Antwort auf lokalen Reiz von besonderer Bedeutung sein.

Der positive Phototropismus der Planulae von *Eudendrium* wurde von Loeb (1895, vgl. 1906), von Hargitt (1904) und von Mast, von letzterem insbesondere mit Rücksicht auf die Art der Orientierung untersucht. Die Tiere kriechen, ähnlich wie Planarien, sehr langsam vorwärts, auf Wechsel der Belichtungsrichtung reagieren alle fast momentan mit einer entsprechenden Bewegung. Auch nach Umwandlung in die festsitzende Form neigt sich letztere, wie zuerst Loeb fand, dem Lichte zu, hinter einem blauen Schirme geschieht dies beinahe ebenso rasch, wie in gemischtem Lichte, hinter einem roten treten die heliotropischen Krümmungen gar nicht oder sehr langsam ein. Während Loeb danach meint, daß die heliotropischen Reaktionen dieser Tiere mit jenen der Pflanzen identisch seien, bemerkt Mast, diese Uebereinstimmung sei aller Wahrscheinlichkeit nach nur eine äußerst oberflächliche.

Die Versuche von Driesch (1889) über Heliotropismus bei Hydroidpolypen wurden an *Sertularella polyzonias* angestellt. Die Stolonen, die sich bei diesen

Polypen unter ungünstigen Verhältnissen an Stelle der normalen Person entwickeln, waren zuerst positiv, nach Erzeugung ihrer Töchterstolonen negativ heliotropisch, nur der erste Stolo wendete sich von Anfang an vom Lichte ab. Die Tochterstolonen entstanden an der dem Lichte zugewendeten Seite des mittleren Stolo.

Bei Seeanemonen wurde Lichtempfindlichkeit zuerst von BRONN (1859) und von FISCHER nachgewiesen. BRONN beobachtete bei *Cereanthus* und bei *Edwardsia* rasches Einziehen der Tentakel bei Belichtung, erstere war im hellen Sonnenlichte immer halb zusammengezogen und entfaltete die Tentakel nur im Schatten. FISCHER fand mehrere Actinienarten hochgradig lichtempfindlich (z. B. *Edwardsia lucifuga*).

NAGEL (1894) bestätigte BRONNS Angaben für *Cereanthus*, konnte aber bei *Actinia, Anemonia, Adamsia* keine Lichtempfindlichkeit nachweisen. RAPP (1829) fand bei *Veretillum*, JOURDAN (1880) bei *Paractis striata* Lichtempfindlichkeit. SARS sah die Larven von *Cyanea* sich hauptsächlich im belichteten Bassinteile sammeln. ROMANES (1876) fand normale *Sarsia* zum Lichte gehend, aber nicht mehr solche, welchen er die Marginalorgane weggeschnitten hatte. *Medusa aurita* fand GRABER (1885) weder gegen Helligkeit noch gegen Farbenunterschiede besonders empfindlich. YERKES (1902, 1903), der die Lichtreaktionen der Meduse *Gonionemus Murbachii* eingehender verfolgte, fand dieselben sehr verwickelt und zum Teile anscheinend paradox, offenbar in hohem Grade von den jeweiligen physiologischen Bedingungen abhängig. Die Tiere schwimmen, wenn sie zunächst eine Zeitlang ruhig gelassen und dann in die Nähe einer Lichtquelle gebracht werden, auf diese zu, danach aber zeigen sie Neigung, sich in den beschatteten Teilen zu sammeln; wenn man sie reizt, schwimmen sie zu einer Lichtquelle, der gegenüber sie in ungereiztem Zustande gleichgültig sind. Auf den gleichen Reiz reagieren verschiedene Tiere und ein und dasselbe Tier zu verschiedenen Zeiten verschieden. Viele Medusen zeigen keinerlei Lichtreaktion. MAST (1911) gibt an, daß *Bougainvillea superciliaris* genauer als irgendeine andere Meduse auf Licht reagiere, doch aber nicht genügend, um Schlüsse auf den Mechanismus ziehen zu können; sie schwimmen im allgemeinen in Zickzackbewegungen dem Lichte zu. Nach LOEB (1911) ruft bei *Polyorchis* (Meduse) plötzliche Verringerung der Lichtstärke Schwimmbewegungen hervor.

Nachdem HESSE bei einer Reihe bis dahin für augenlos gehaltener Tiere Sehorgane nachgewiesen hatte, zeigte sich die Neigung, auch sonst überall für die Aufnahme des Lichtreizes bestimmte spezifische Elemente für die Vermittlung von Lichtwirkungen zu fordern (BEER, 1900) und eine allgemeine Aufnahme der Strahlen, etwa von der Haut aus, in Abrede zu stellen. Demgegenüber zeigte HERTEL (1906), daß auch ohne besondere Zellen der Lichtreiz durch den Organismus aufgenommen werden kann, „falls man zur Belichtung Strahlen wählt, die von dem zu reizenden Gewebe sicher aufgenommen werden". Strahlen von 280 $\mu\mu$ hatten durch direkte Wirkung auf das Plasma einen starken Reiz auf alle von ihm untersuchten pflanzlichen und tierischen Organismen. Die Abnahme der Reizwirkung der Strahlen aus Spektralgebieten mit größeren Wellenlängen ist nach ihm lediglich Folge des verminderten Aufnahmevermögens dieser Strahlen durch die getroffenen Zellen; „nur bestimmte, gewissermaßen bevorzugte Zellen vermögen diese langwelligen Strahlen infolge ihrer chemisch-physikalischen Beschaffenheit zu absorbieren und darum auch zur Wirkung zu bringen, z. B. chlorophyllhaltige Pflanzenzellen und die Zellen der Netzhaut". Die Möglichkeit einer Vermittlung des Lichtreizes durch Pigment liegt nahe, da dieses wegen seiner starken Absorptionsfähig-

keit zu einer solchen Aufnahme besonders geeignet ist; Hertel konnte eine derartige Uebertragung namentlich auch auf Nervensubstanz direkt nachweisen. Wenn gewiß die früher verbreitete Neigung, bei niederen Tieren gefundene Pigmentflecken ohne weiteres als Augen zu bezeichnen, zu Irrtümern Anlaß geben konnte, insofern Pigment kein unentbehrlicher Bestandteil des Sehorgans ist (vgl. die Sehorgane bei Lumbriciden, Hirudineen, Salpen), so wäre es doch andererseits, wie Hertel mit Recht betont, wohl zu weit gegangen, mit Beer anzunehmen. daß allgemein das Pigment „selbst dort, wo es vorhanden ist, gerade nicht als wesentlicher Bestandteil der zunächst Licht rezipierenden Elemente, nicht als der Leister des Umsatzes von Lichtwellen in Nervenerregung aufgefaßt werden kann“.

H. Einzellige.

Daß auch von den niedersten Lebewesen eine ansehnliche Zahl deutliche Lichtreaktionen zeigt, ist lange bekannt. Engelmann (1882) wies darauf hin, daß die Bewegungen niederster Organismen durch Licht auf wenigstens drei prinzipiell verschiedene Arten beeinflußt werden können. 1) Direkt vermittels Aenderung des Gaswechsels ohne nachweisbare Einmischung einer Empfindung; solches sei z. B. der Fall bei den meisten Diatomaceen und Oscillarineen, deren Bewegungen an die Anwesenheit von freiem Sauerstoff gebunden sind. Ihnen schließen sich im Prinzip die chlorophyllhaltigen Zellen mit beweglichem Protoplasma höherer Pflanzen an, z. B. *Vallisneria*. 2) Durch Aenderung der Empfindung des Atembedürfnisses infolge Aenderung des Gaswechsels, z. B. bei *Paramaecium bursaria* und *Stentor viridis*. 3) Durch Vermittlung eines vermutlich unserer Lichtempfindung entsprechenden spezifischen Prozesses. Auf diese letzte Weise reagieren z. B. *Euglena viridis, Colacium, Trachelomonas* u. a., bei welchen die Reaktion in hohem Grade von der Sauerstoffspannung unabhängig ist.

Unter den Amöben fand Engelmann (1879) die große Süßwasserform *Pelomyxa* lichtempfindlich; das im Dunkeln träge in langgestreckter Form dahinkriechende Tier zieht sich bei plötzlicher Belichtung zur Kugel zusammen; langsam stärker werdende Belichtung ist dagegen ohne nennenswerten Einfluß. Die Wirkung farbiger Lichter wurde nicht geprüft.

Aehnlich verhalten sich manche Myxomyceten. Nach Baranetzky (1876) sind die Plasmodien von *Aethalium septicum* ausgeprägt negativ phototropisch; besonders wirksam fand er die blauen Strahlen, die gelben nicht. Er und Hofmeister sahen die Plasmodien im Dunkeln weiter und verzweigter, im Licht gedrungener werden. Weitere einschlägige Versuche verdanken wir Stahl (1884). Strasburger (1878) fand *Aethalium* auf Licht sehr geringer Intensität gestimmt und dieses aufsuchend. Bei Steigerung der Intensität zogen sich die Plasmodien in das Substrat zurück. Davenport (1897) beobachtete, daß Amöben bei seitlich einfallendem Lichte von der Lichtquelle wegkriechen, ohne vorher suchende Bewegungen zu machen. Rhumbler (1898) sah bei plötzlicher Belichtung von Amöben diese mit ihren Freßbewegungen aufhören, auch nach Harrington und Leaming (1900) hören Amöben auf, sich zu bewegen, wenn sie mit weißem oder

blauem Lichte bestrahlt werden; zwischen Blau und Violett fanden sie keinen Unterschied, während rotes unwirksam war.

In jüngster Zeit hat Mast (1911) die Wirkung gemischten und homogenen Lichtes auf Amöben unter dem Mikroskop genauer verfolgt. Er fand, daß die ausgestreckten Pseudopodien, wenn sie in ein stärker belichtetes Gebiet kommen, nicht von der Lichtquelle sich abwenden, sondern daß lediglich auf der stärker belichteten Seite keine neuen ausgestreckt werden; er hält es für wahrscheinlich, daß die Orientierung aller Rhizopoden durch lokale Reaktion auf einen lokalen Reiz erfolgt und auf Hemmung der stärker belichteten Teile beruht. Bei Versuchen mit spektralen Lichtern hatten die blauen Strahlen von 430—490 $\mu\mu$ eine sehr ausgesprochene, die violetten, grünen, gelben, orangefarbigen und roten Strahlen dagegen nur geringe Wirkung auf den Grad der Bewegung der Amöben. Auf die Richtung der Bewegung wirke offenbar in erster Linie das Blau (*Oscillaria* dagegen scheine in angenähert gleicher Weise durch alle sichtbaren Strahlen gereizt zu werden).

Für das von ihm entdeckte *Bacterium photometricum* zeigte Engelmann (1883), daß seine (von Sauerstoffbildung unabhängigen) Bewegungen überhaupt nur durch Licht erweckt werden und bei Lichtabschluß wieder erlöschen. Bei plötzlicher Verdunklung sieht man alle bis dahin ruhig schwimmenden Bakterien fast im nämlichen Moment eine Strecke weit zurückschießen, einige Augenblicke still stehen, dann ihre Bewegungen wieder aufnehmen. Diese „Schreckwirkung" bleibt bei allmählicher Lichtstärkeabnahme aus, ebenso bei plötzlicher Belichtungszunahme. Im Mikrospektrum wandert die Hauptmasse der Bakterien ins Ultrarot, wo sie sich auf einem schmalen, beiderseits scharf begrenzten Streifen konzentrieren, dessen Mitte etwa um 850 $\mu\mu$ liegt. Eine zweite, schwächere, aber gleichfalls nach dem Rot hin scharf begrenzte Ansammlung bildet sich gleichzeitig im Orange und Gelb zwischen 610 und 570 $\mu\mu$. Schwache Andeutung einer dritten Anhäufung war im Grün etwa zwischen 550 und 510 $\mu\mu$ aufgetreten; auch im Gelbgrün, Blau, selbst im Violett hielten sich einige Individuen länger, während das Rot von der äußersten Grenze des sichtbaren Spektrums bis ins Orange wie auch das äußerste Violett veröden. Die photokinetisch wirkenden Wellenlängen des sichtbaren Spektrums sind hier gerade auch diejenigen, welche vom Körper der Tiere am stärksten absorbiert werden. Wir haben also hier einen analogen Zusammenhang zwischen Absorption und physiologischer Wirkung, wie er für die Pflanzenassimilation durch die Bakterienmethode nachgewiesen worden war.

Unter den Infusorien sind insbesondere bei *Euglena* und *Stentor* die Reaktionen eingehender verfolgt. Bei ersteren ist das Schwimmen zum Lichte schon lange bekannt, Stahl (1884) zeigte, daß bei sehr hoher Intensität sie vom Lichte wegschwimmen. Die Lichtperzeption hat nach Engelmann (1882) ausschließlich am chlorophyllfreien vorderen Körperende ihren Sitz. Im Mikrospektrum häufen sie sich nur im sichtbaren Teile an, innerhalb desselben zeigen sie die Neigung, nach dem stärker brechbaren Ende zu gehen. Bei allmählicher Spaltverengerung konzentrieren sie sich im Blau, bei ziemlich geringer Lichtstärke und großer Reinheit des Spektrums nahezu ausschließlich in einem schmalen Streifen ungefähr an der Stelle der Linie F (d. i. zwischen 490 und 470 $\mu\mu$). Wird eine Stelle der

Flüssigkeit mit gemischtem Lichte stärker bestrahlt, so sammeln sie sich hier an und schwimmen innerhalb dieses Gebietes umher; sobald sie an den Rand der lichtstarken Stelle kommen, fahren sie mit einer „Schreckbewegung“ zurück und kehren wieder in das stärker belichtete Feld zurück. Jennings (1904, 1906) analysierte die Bewegungen von *Euglena* und ihre Orientierung durch Licht; er betrachtet diese als eine indirekte, die der Loebschen Tropismenlehre nicht entspreche. (Weitere Untersuchungen von Torrey [1907] gehören weniger in das Gebiet des Lichtsinnes.) Von den sehr sorgfältigen Beobachtungen von Mast (1911) sei hier folgendes wiedergegeben: Wirken zwei gleiche Lichtquellen auf positive Euglenen, so schwimmen diese im großen und ganzen auf einen ungefähr in der Mitte zwischen beiden Lichtquellen gelegenen Punkt, bei ungleicher Stärke beider Lichter auf einen der lichtstärkeren Quelle näher gelegenen. In der Art der Bewegungen der kriechenden Tiere zum Lichte sieht Mast eine Stütze für die Jenningssche Vorstellung, daß die Orientierung hier durch Auswahl unter verschiedenen Versuchsstellungen (trial positions) zustande komme. Verworn (1899) beobachtete, daß *Pleuronema chrysalis* (ein farbloses ciliates Infusor) bei Belichtung mit gewöhnlichem Tageslichte lebhafte Sprungbewegungen ausführt. Bei Versuchen mit farbigen Gläsern wirkten die blauen und violetten Lichter am stärksten.

Bei *Stentor coeruleus* wiesen Holt und Lee (1901) Ansammlung am dunklen Ende ihres Behälters nach. Mast (1906) fand bei Fortsetzung dieser Untersuchungen, daß die Tiere vom Lichte wegschwimmen durch motorische Reaktionen, die bei plötzlicher Belichtungszunahme unabhängig von den Beziehungen zwischen der Strahlenrichtung und der eben eingehaltenen Schwimmrichtung ausgelöst werden. Die Orientierung erfolge im wesentlichen durch suchende Bewegungen, wie bei *Euglena*. Das vordere Ende der Tiere ist empfindlicher für Licht als die anderen Körperteile.

Für Strahlen, die senkrecht zur Längsachse auf das Tier fallen, war die Reizschwelle = 1,2 MK, wurden die Tiere durch Licht gereizt, das das vordere Ende traf, so betrug die Reizschwelle 0,25 MK. Ein etwaiger Einfluß der Adaptation wurde nicht untersucht; es ist aber angegeben, daß die Reizschwelle bei unter gleichen Bedingungen befindlichen verschiedenen Tieren und bei den gleichen Tieren unter verschiedenen Bedingungen beträchtlich variiert. Die Tiere sollen sich rasch ans Licht „akklimatisieren“, aber unter gewissen Bedingungen rascher als unter anderen. Die Wirkung farbiger Lichter wurde nicht geprüft. Wenn die Tiere sich festgesetzt hatten, reagierten sie bei stärkerer Belichtungszunahme durch Kontraktion, bei geringerer mit Schwingungen um ihre Anheftungsstelle. Die Reizschwelle schwankte bei solchen angehefteten Tieren innerhalb viel weiterer Grenzen als bei frei schwimmenden.

Jennings (1906), dem wir einen wertvollen Ueberblick über die Reaktionen niederster Organismen verdanken, betont, daß die Lichtreaktionen hier wie auch sonst bei Infusorien so erfolgen, wie jene auf andere Reize, nämlich nach der Methode der suchenden Bewegungen nach verschiedenen Richtungen, durch welche gegebenenfalls das besonders lichtempfindliche Vorderende bald stärker, bald schwächer belichtet wird, bis es in eine Stellung kommt, wo dies nicht mehr der Fall ist. —

Mit einigen Worten sei noch der bekannten Untersuchungen STRASBURGERS (1878) an Schwärmsporen (vornehmlich von *Ulothrix*, *Chaetomorpha*, *Ulva*, *Botrydium*) gedacht, deren Bewegungsrichtung durch das Licht beeinflußt wird und für die er daher die Bezeichnung „phototaktisch“ einführte. Die Lichtwirkung ist nicht an einen bestimmten Farbstoff gebunden, denn auch farblose Schwärmer können wie gefärbte reagieren. Die auf Licht reagierenden bewegen sich entweder konstant nur in der Richtung der Lichtquelle, auch wenn die Lichtstärke in dieser Richtung abnimmt („aphotometrische“ Schwärmer) oder dem Lichtabfalle folgend, in der Richtung steigender oder sinkender Intensität (photometrische Schw.). In anderer Richtung als derjenigen des Lichteinfalles ist eine Bewegung nicht möglich; auf letztere sind allein die blauen und indigofarbenen Strahlen von Einfluß, das Wirkungsmaximum liegt im Indigo. Die gelben und nächstverwandten Strahlen rufen in hinreichender Intensität zitternde Bewegungen gewisser phototaktischer Schwärmer hervor.

Durch steigende Temperatur werden nach STRASBURGER die Schwärmer im allgemeinen „lichtholder“, durch sinkende „lichtscheuer“ gemacht, in der Jugend erscheinen sie auf höhere Intensität gestimmt als im Alter. Die Lichtstimmung der Schwärmer wird im Dunkeln nicht verändert, sie bleiben dort bis zum Tode lichtempfindlich. Viele phototaktische Schwärmer zeigen bei plötzlichem Belichtungswechsel Nachwirkungen, indem sie die durch die vorausgegangenen Helligkeitsgrade induzierte Bewegungsrichtung noch eine kurze Weile beibehalten.

Neuere Untersuchungen über Schwärmsporen hat unter anderen MAST (1911) angestellt. Er fand, daß jene von *Oedogonium* sich immer von der Lichtquelle wegwenden, niemals auf sie zugehen; auch hier erfolge die Orientierung in ähnlicher Weise, wie er es für *Euglena* und *Stentor* (s. d.) gefunden hatte.

Trachelomonas hispida fand MAST auf schwaches Licht positiv, auf starkes negativ reagierend; auch hier erfolgte die Orientierung ähnlich, wie bei freischwimmenden Euglenen. Entsprechendes gelte auch für *Chlamydomonas alboviridis* und *Chlorogonium*. *Paramaecium* zeigte auch bei Bestrahlung mit stärkstem konzentrierten Sonnenlichte von 500000 MK keinerlei Reaktion. Für freibewegliche Chlamydomonas gaben LOEB und MAXWELL (1910) an, sie sammelten sich wesentlich im grünen Bezirk des Spektrums an. *Pandorina* und *Euglena* gaben nach den Autoren „eine mehr diffuse Ansammlung im Grün und im Blau, und von einer überwiegenden Ansammlung in einem kleinen Bezirke im Grün war keine Rede“. Das Maximum der Frequenzkurve war vielleicht auch hier im Grün, fiel aber nur langsam gegen das Blau hin ab. In einer späteren Darstellung (1911) schreibt LOEB: „Bei *Pandorina* und *Euglena* war die Frequenzkurve etwas höher im Blau als bei *Chlamydomonas*.“

Bei den Kolonien bildenden Formen *Volvox globator* und den diesen ähnlichen *Pandorina* und *Eudorina* wird gleichfalls durch Licht die Richtung der eigentümlich rotierenden Bewegungen in charakteristischer Weise beeinflußt; die einschlägigen interessanten Verhältnisse hat MAST (1907) eingehend geschildert. Die Orientierung ist hier nicht, wie bei *Stentor*, *Euglena* und anderen Formen ein Ergebnis von „trial and error-“ Reaktionen. *Volvox* ist im allgemeinen bei verhältnismäßig schwachem Lichte positiv, bei relativ starkem negativ phototropisch. Das Optimum ist nicht konstant; so fand MAST Ko-

lonien negativ bei Lichtstärken von 57 bis 5000 Meterkerzen. Aenderung der Lichtintensität kann Aenderung der Art der Reaktionen zur Folge haben, wobei die physiologischen Verhältnisse des Organismus sowie Dauer und Intensität der Lichtwirkung von Einfluß sind.

Im Hinblicke auf die Frage nach der angeblichen Identität des tierischen mit dem pflanzlichen Heliotropismus sind auch folgende Daten über das Verhalten von *Phycomyces* von Interesse. Loeb und Maxwell gaben ursprünglich an, daß die Fruchtträger von *Phycomyces* sich im grünen Teile des Spektrums direkt gegen die Lichtquelle krümmen (Umschau, Februar 1911), und Loeb sah in diesen Versuchen eine Stütze für die damals von ihm vertretene Meinung, daß für gewisse Pflanzen, wie für gewisse Tiere, der grüne Teil des Spektrums der heliotropisch wirksamste sei. Nachdem ich darauf aufmerksam gemacht hatte, daß Blaauw (1909) nach sehr sorgfältigen Versuchen für *Phycomyces* angibt: „Die Empfindlichkeit erreicht im Blau ihr Maximum“ (bei 495 $\mu\mu$), änderte Loeb seine frühere Angabe dahin, daß die Fruchtträger von *Phycomyces* „im Grün und Blaugrün sich geradeaus zur Lichtquelle“ krümmen. Trotzdem fügt er die unrichtige Angabe hinzu: „die Orientierung der Fruchtträger im Spektrum war so, als ob die einzelnen Individuen die Trajektorien bildeten, welche die Richtung der Progressivbewegung freischwimmender positiv heliotropischer Tiere für jeden Teil des Spektrums andeuten“.

Tatsächlich sind bisher noch nie augentragende Tiere beobachtet worden, die sich im Grün und Blaugrün des Spektrums sammelten, und noch nie Pflanzen, bei welchen der Heliotropismus im Gelbgrün bis Grün am stärksten gewesen wäre.

Nach sämtlichen bisher vorliegenden Spektrumversuchen bestehen also tatsächliche[1]) Verschiedenheiten des Verhaltens zwischen den fraglichen Tieren und Pflanzen hinsichtlich des Maximums der relativen Reizwerte; jeder Versuch, von einer „Identität“ beider Vorgänge zu sprechen, wird demgegenüber hinfällig.

Seine bekannte Annahme, daß „die Abhängigkeit der tierischen und pflanzlichen Bewegungen vom Lichte Punkt für Punkt die gleiche“ sei, hatte Loeb einzig darauf gegründet, daß hinter Schirmen von rotem und blauem Glase Tiere und Pflanzen ähnliches Verhalten zeigten. Daß und warum ein solcher Schluß unzulässig ist, bedarf für unsere Leser keiner erneuten Begründung. Nachdem ich in meinen Arbeiten immer wieder die Notwendigkeit betont hatte, Untersuchungen über die relative Wirkung farbiger Lichter am Spektrum vorzunehmen, schließt Loeb sich jetzt auch hier meiner Darstellung an, indem er anerkennt, daß „erst spektroskopische Versuche entscheiden, welches Licht am wirksamsten ist“.

Rückblick.

Wir haben im Vorhergehenden gesehen, wie weit verbreitet und wie mannigfaltig die Reaktionen auf Licht in der Tierreihe sind[2]).

---

1) Wenn Loeb schreibt, „man kann also nicht gut behaupten, wie das Hess tut, daß Tiere und Pflanzen heliotropisch prinzipiell verschieden seien“, so brauche ich wohl nicht zu versichern, daß ich niemals eine solche ganz unverständliche Aeußerung getan habe.

2) Loebs Meinung, „daß die pflanzenfressenden Tierlarven oder Tiere mehr Neigung zu positivem Heliotropismus zeigen, als die fleischfressenden“, entspricht nicht den Tatsachen.

Die interessanteste unter den Aufgaben, welche uns hier entgegentreten, ist die Ermittlung der Abhängigkeit dieser Reaktionen von der Wellenlänge des Lichtes.

Es war bisher nicht versucht worden, diesen Fragen nach dem Lichtsinne in der Tierreihe durch vergleichende Untersuchungen vom Standpunkte der wissenschaftlichen Farbenlehre näherzutreten. Wenn von früheren Bemühungen zur Lösung einzelner einschlägiger Aufgaben keine zum Ziele führte, so ist dies einerseits in der Unzulänglichkeit der bisher benützten technischen Hilfsmittel und Methoden, andererseits darin begründet, daß man die Untersuchungen über Farbensinn bei Tieren fast ausnahmslos ohne Kenntnis der Farbenphysiologie in Angriff nahm. So sahen wir z. B., wie immer wieder die Beobachter zu irrigen Schlüssen geführt wurden, die sich auf Untersuchungen mit farbigen Gläsern beschränkten: wir konnten zeigen, wie häufig man auch noch in den letzten Jahren auf Farbensinn bei Tieren schloß aus Beobachtungen, die für den mit der Farbenlehre Vertrauten viel mehr gegen als für das Vorhandensein eines Farbensinnes bei der untersuchten Tierart sprechen; verhalten sich doch viele jener angeblich mit vorzüglichem Farbensinne ausgerüsteten Arten bei allen Untersuchungen ganz so, wie Tiere mit den Sehqualitäten eines total farbenblinden Menschen sich verhalten müssen.

Mit den von mir entwickelten Methoden ist es möglich geworden, die Frage nach dem Lichtsinne der Tiere durch vergleichende Untersuchungen aus einheitlichen Gesichtspunkten der Lösung näher zu bringen und zum ersten Male bestimmte Beziehungen zwischen der Art des Lichtsinnes der verschiedenen Tiere und jener des Menschen festzustellen.

Auf Grund meiner Beobachtungen, die sich bisher auf Vertreter aller Wirbeltierklassen und über 20 Arten von Wirbellosen erstrecken, lassen sich sämtliche untersuchten Tierarten hinsichtlich ihres Lichtsinnes in zwei große Gruppen teilen: Die erste umfaßt Amphibien, Reptilien, Vögel und Säuger, die zweite die Fische und alle bisher von mir untersuchten Wirbellosen. Die der ersten Gruppe angehörenden Tiere verhielten sich bei allen unseren Versuchen so, wie es der Fall sein muß, wenn ihre Sehqualitäten ähnliche oder die gleichen sind, wie jene des normalen Menschen. Die der zweiten angehörenden Tiere, also die Fische und Wirbellosen, verhielten sich so, wie es der Fall sein muß, wenn ihre Sehqualitäten ähnliche oder die gleichen sind, wie jene des total farbenblinden Menschen.

Für die der zweiten Gruppe angehörenden Tiere stimmen die Kurven der relativen Reizwerte der verschiedenen homogenen Lichter annähernd oder genau überein mit der Helligkeitskurve für den total farbenblinden Menschen bei jeder Lichtstärke und für den dunkeladaptierten normalen Menschen bei entsprechend schwachem Reizlichte. Während bisher die Meinung herrschend war, der Farbensinn zeige in der Tierreihe weite Verbreitung, lehren meine Untersuchungen, daß ein dem unsrigen vergleichbarer Farbensinn auf die luftlebenden Wirbeltiere beschränkt, das Vorkommen eines solchen bei allen anderen bisher untersuchten Tieren dagegen auszuschließen ist.

Zum Nachweise dieser Tatsachen dienten mir verschiedene Me-

thoden: das Studium der zum Hellen gehenden Tiere im Spektrum brachte bei vielen Wirbellosen und bei jungen Fischen wertvolle Ergebnisse, die ich z. B. für Daphnien durch Untersuchung der Augenbewegungen bei Bestrahlung mit farbigen Lichtern, für Stechmücken durch ihr Verhalten gegenüber farbigen Papierflächen bestätigen und erweitern konnte. Die Prüfung der Pupillenreaktion erwies sich insbesondere bei Untersuchung der Cephalopoden von großem Werte, bei Vögeln konnte sie zur Bestätigung und Erweiterung der von mir auf anderem Wege erhaltenen Ergebnisse herangezogen werden. Die durch Bestrahlung mit verschiedenen farbigen Lichtern ausgelösten fluchtartigen Bewegungen gaben uns über den Lichtsinn bei *Amphioxus*, die durch Lichtstärkenverminderung veranlaßten Bewegungen über den bei *Culex*-Larven und bei *Balanus*, die Retraktionsbewegungen bei Belichtung der Siphonen über jenen bei augenlosen Muscheln wichtige Aufschlüsse. Die Fütterung in mit farbigen Lichtern durchstrahlten Behältern und die Methode der Attrappen auf andersfarbigem Grunde führten bei Fischen zur Bestätigung und Erweiterung der auf anderen Wegen erhaltenen Befunde. In der weitgehenden, überraschenden Uebereinstimmung der mit ganz verschiedenen Methoden erhaltenen Ergebnisse dürfen wir wohl einen erfreulichen Beweis für die Zuverlässigkeit und Genauigkeit unserer Befunde sehen.

Loebs Tropismenhypothese ist durch diese wie auch durch die anderen in den vorhergehenden Abschnitten mitgeteilten neuen Tatsachen endgültig widerlegt.

Bisher war keine Tatsache bekannt, die als genügende Stütze für die Annahme einer der menschlichen irgendwie vergleichbaren Helligkeitswahrnehmung bei den in Rede stehenden Wirbellosen angesehen werden konnte. War doch J. Loeb durch seine Versuche zu der Meinung geführt worden, daß „die Tendenz der Insekten und anderer Tiere, sich zur Lichtquelle zu bewegen, nicht ein Ausdruck einer Vorliebe für Licht ist, sondern nur eine mechanische Lichtwirkung von derselben Art, wie die Krümmung heliotropischer Stengel gegen die Lichtquelle“.

Es genüge hier die Anführung dreier Punkte, in welchen Loebs Auffassung den Tatsachen widerspricht: In seinen früheren Darstellungen (auch noch in jener von 1906) vertrat Loeb die Meinung, „daß das Licht die Tiere zwingt, ihren Kopf der Lichtquelle zuzuwenden und dann in dieser Richtung sich fortzubewegen, wobei sie natürlich sich zur Lichtquelle hinbewegen müssen“; sie sollten sich im wesentlichen bewegen, „als ob sie am Lichtstrahl aufgespießt wären“. (Nachdem ich die Unhaltbarkeit seiner Auffassung dargetan hatte, schreibt er in seiner neuesten Darstellung [1911], die Tiere benähmen sich so, „als ob das Licht sie zwänge, den Kopf der Lichtquelle zuzuwenden“.)

Bei meinen Versuchen ließen die Tiere ein solches Verhalten nicht erkennen: die kleinen Muschelkrebse z. B. (vgl. p. 635), die im Dunkeln am Boden ihres Behälters hin- und herschwimmen, bleiben am Boden, auch wenn das spektrale Licht von oben einfällt, sie eilen jetzt angenähert senkrecht zur Richtung der einfallenden Strahlen von beiden Enden ihres Behälters zum Gelbgrün und Grün des Spektrums. Die Daphnien, Podopsis, Atylus und die *Loligo*-Larven schwimmen in ihren Bassins, durch deren Seitenwände die spektralen Lichter fallen, senkrecht zur Richtung der Strahlen und sammeln sich im Gelbgrün

und Grün, ganz anders, als ob das Licht sie zwänge, den Kopf der Lichtquelle zuzuwenden. Auch die von mir untersuchten Fliegen und Mücken, Käfer und Raupen bewegen sich in ihren von homogenen Lichtern durchstrahlten Behältern nicht, als ob sie am Lichtstrahle aufgespießt wären, sondern so, wie total farbenblinde Menschen sich bewegen würden, die, unter entsprechende Bedingungen gebracht, stets zu den für sie hellsten Stellen im Spektrum strebten.

Loebs Versuch, seine Anschauungen unter mißverständlicher Verwertung einer von mir gegebenen Darstellung über die Zerstreuung kleiner Lichtmengen in Wasser besser mit den Tatsachen in Einklang zu bringen, kann als physikalisch unhaltbar hier übergangen werden.

Einen ähnlichen Fehler wie Loeb begeht Mast (1911) in einem kurzen Referat über eine meiner Arbeiten, indem er schreibt, ich hätte „in keinem Falle die Möglichkeit einer Orientierung zur Richtung der Strahlen eliminiert. In dem Experiment z. B., wo Tiere, die einem ganzen Spektrum ausgesetzt sind, direkt nach einer bestimmten Region wandern, ist es klar, daß das Licht, das aus dieser Region reflektiert wird, der entscheidende Faktor bei ihren Bewegungen sein kann". Nach allen meinen früheren Darlegungen brauche ich die Unhaltbarkeit einer solchen Behauptung nicht mehr ausführlicher darzutun. Es genüge der Hinweis darauf, daß die von bestimmten Wasser- oder gar Luftpartikelchen reflektierten Lichtmengen gegenüber den das Auge direkt treffenden verschwindend gering sind; wollte man aber (was schon physikalisch unzulässig ist) solchem reflektierten Lichte eine ausgesprochene Wirkung auf die Orientierung zuschreiben, so müßten, da diese reflektierten Strahlen ja aus ganz verschiedenen Richtungen zu den Augen der Tiere gelangen, die Körper der letzteren dementsprechend nach ganz verschiedenen Richtungen orientiert werden. Durch eine solche Annahme wäre also jene Orientierungshypothese gleichfalls erledigt.

Als weitere Stütze für seine Auffassung führte Loeb die Beobachtung an, daß die Tiere, die infolge jenes „Zwanges" sich zur Lichtquelle bewegen, dies auch dann tun sollten, wenn sie dabei aus dem Hellen ins Dunkle gelangen. Die Analyse des fraglichen Versuches (s. p. 648) hat aber gezeigt, daß auch ihm ein physikalischer Irrtum zugrunde liegt und er schon deshalb für Loebs Theorie nicht verwertbar ist.

Weiter ist für Loebs Hypothese wesentlich seine Annahme, „daß die Bewegungen der Tiere zum Lichte im großen und ganzen dieselbe Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes zeigen, wie die heliotropischen Krümmungen der Pflanzenstengel zum Lichte". Diese Annahme hatte Loeb lediglich auf Versuche mit roten und blauen Glaslichtern gestützt; die Ergebnisse schienen mit den von Sachs bei Pflanzen erhaltenen in Einklang zu stehen, die den Ausgangspunkt für Loebs Betrachtungen gebildet hatten. Durch Wiederholung und Bestätigung meiner Spektrumversuche an Daphnien überzeugte Loeb sich später (1910) von der Irrigkeit seiner Annahme, daß bei der Orientierung der fraglichen Tiere zum Lichte die stärker brechbaren Strahlen ausschließlich oder doch stärker wirksam sein sollten, als die schwächer brechbaren.

An seiner Hypothese von der Identität des tierischen und pflanzlichen Heliotropismus hält Loeb trotzdem noch fest; er meint (Umschau 1911), auch bei Unter-

suchung der Pflanzen habe man den gleichen Fehler begangen, vorwiegend mit farbigen Gläsern zu arbeiten. Er findet bei Untersuchung einer beweglichen Alge (*Chlamydomonas*) nach der von mir für Daphnien vorgeschlagenen Methode Ansammlung derselben „wesentlich im Grün". Loeb irrt, wenn er meint, die „wenigen Experimente", die bisher über Heliotropismus der Pflanzen nicht mit farbigen Gläsern, sondern mit spektralen Lichtern angestellt worden seien, hätten nur ziemlich unbestimmte Ergebnisse gehabt. Durch Zusammenstellung der von 1844 bis 1909 mitgeteilten Beobachtungen mit spektralen Lichtern [1]) durch Gardner (1844), Dutrochet (1844), Guillemin (1858), Wiesner (1878), Strasburger (1878) und Blaauw (1909) zeigte ich (1911), daß sämtliche früheren Spektrumversuche an verschiedenen Pflanzen übereinstimmend für Grün nur geringe oder überhaupt nicht nachweisbare heliotropische Wirkung ergaben und daß das Maximum der heliotropischen Wirkung bei den Pflanzen im allgemeinen weiter, zum Teile wesentlich weiter nach dem kurzwelligen Ende liegt, als das Maximum der Helligkeitswirkung für sämtliche von mir untersuchten Tiere. Alle diese Tatsachen stehen in Widerspruch mit der neuen Fassung der Loebschen Anschauungen von der Identität des tierischen mit dem pflanzlichen Heliotropismus. Trotz dieser Feststellungen wiederholt Loeb auch neuerdings wieder die unrichtige Angabe, die Botaniker hätten sich bei ihren heliotropischen Versuchen meist mit der Anwendung farbiger Schirme begnügt.

Die Auffassung, daß die Verteilung der in Rede stehenden, zum Hellen gehenden Tiere im Spektrum durch eine Helligkeitswahrnehmung bestimmt wird, entspricht sämtlichen bisher gefundenen Tatsachen. Auch die interessanten, umfangreichen adaptativen Aenderungen der Lichtempfindlichkeit, die ich bei unseren Tieren zum ersten Male nachweisen und messend bestimmen konnte, stehen gut in Einklang mit einer solchen Betrachtungsweise.

Es dürfte zweckmäßig sein, die neue Auffassung, die sich aus den von mir gefundenen Tatsachen ergibt, auch in entsprechenden Bezeichnungen zum Ausdrucke zu bringen. Die der Botanik entlehnte Bezeichnung „Heliotropismus" für die Bewegungen der zum Hellen gehenden Tiere erscheint irreführend, nachdem festgestellt ist, daß diese Erscheinungen bei Tieren und bei Pflanzen voneinander tatsächlich verschieden sind. Die Bezeichnung „Phototropismus", die aus einer Zeit stammt, wo man das Verhalten der Tiere vorwiegend gegenüber der Wirkung gemischten, angenähert farblosen (Tages- oder Lampen-) Lichtes prüfte, erscheint heute nicht mehr erschöpfend, zum Teile unklar: im Spektrum ist überall Licht, ebenso auch hinter roten wie hinter blauen Gläsern, und es kommt in der Bezeichnung Phototropismus nicht zum Ausdrucke, warum die Tiere aus dem einen Lichte in das andere gehen.

Es ist bekanntlich eines der Verdienste Ewald Herings, zuerst auf die Notwendigkeit einer strengen Scheidung zwischen „Helligkeit" und „Lichtstärke" hingewiesen zu haben [2]). Nachdem meine Versuche gezeigt haben, daß das Wesentliche, die Bewegungsrichtung der Tiere Bestimmende nicht sowohl die objektive Licht-

1) Die ausführlichen Daten habe ich an anderer Stelle (Pflügers Archiv Bd. 137) aufgeführt.

2) Vgl. z. B. Herings Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn (1905), p. 4: „Da Helligkeit ebenso wie Dunkelheit eine Eigenschaft der Farben und nicht der Strahlungen oder der wirklichen Dinge ist, so werde ich auch nicht, wie man noch vielfach tut, die Intensität oder Energie der Strahlungen als Helligkeit bezeichnen, sondern ganz ausschließlich nur den Farben, als den Sehqualitäten Helligkeit oder Dunkelheit zuschreiben; wenn ich aber von Lichtstärke spreche, hierunter ganz ausschließlich die Energie der Strahlung verstehen" usw.

stärke, als vielmehr die von den Tieren wahrgenommene Helligkeit ist, sollte man auch nicht von Bewegungen der Tiere zum Lichte oder zur Sonne, sondern von solchen zu dem für sie Hellen sprechen. So könnte man etwa von „lamprotropen“ Tieren sprechen, wenn man sich darüber verständigt, als λαμπρὸς nur das Helle als Sehqualität im Sinne der Heringschen Darstellung (nicht aber eine intensive Strahlung) zu bezeichnen. Der Ausdruck besagt dann sofort, daß ein lamprotropes Tier im Spektrum zum Gelbgrün bis Grün geht, weil es hier für das Tier am hellsten ist. Die bisher „negativ phototrop“ genannten Tiere könnte man entsprechend als „skototrop“ (σκότος, das Dunkel) bezeichnen, wenn man den Ausdruck wieder dahin versteht, daß die Tiere nach dem für sie Dunklen gehen. (Ursprünglich dienen freilich die beiden griechischen Worte sowohl der Bezeichnung der mehr oder weniger großen Lichtstärke als jener der wahrgenommenen Helligkeit, da eben das Bedürfnis zu einer begrifflichen bzw. sprachlichen Trennung damals nicht vorlag.)

Im Hinblicke auf gelegentlich geäußerte Bedenken, von Helligkeitswahrnehmungen bei den fraglichen Tieren zu sprechen, „als ob diese mit menschlichen Empfindungen ausgestattet seien“ (Loeb), mögen folgende Erwägungen Platz finden. Wenn der Affe das Spektrum am langwelligen und am kurzwelligen Ende merklich genau so weit sieht wie wir, wenn sein dunkeladaptiertes Auge im lichtschwachen Spektrum die ausgestreuten Futterkörner nur noch da wahrnimmt, wo sie auch unserem dunkeladaptierten Auge nur eben noch sichtbar sind (vgl. p. 560), so halten wir es wohl mit Recht für wahrscheinlich, daß beim Affen die Helligkeitswahrnehmung eine ähnliche oder die gleiche ist wie bei uns. Bei den Amphibien begegnen wir im wesentlichen ähnlichen Verhältnissen. Die bei den Reptilien und Vögeln gefundenen, hauptsächlich in einer Verkürzung des kurzwelligen Spektrumendes zum Ausdrucke kommenden Eigentümlichkeiten entsprechen der Vorlagerung farbiger Oelkugeln vor den optischen Empfangsapparat: Die Tiere verhielten sich bei allen meinen Versuchen etwa so, wie ein durch orangefarbige Gläser sehender normaler Mensch.

Die hier in Betracht kommenden Unterschiede zwischen dem Verhalten der Fische und jenem der übrigen Wirbeltiere entsprechen in allen bis jetzt festgestellten Beziehungen den Unterschieden zwischen der Helligkeitswahrnehmung eines total farbenblinden und der eines normalen, helladaptierten Menschenauges. Für die bisher untersuchten, Augen besitzenden Wirbellosen konnten wir in ihrem Verhalten gegenüber verschiedenfarbigen Lichtern in allen hier wesentlichen Punkten weitgehende Uebereinstimmung mit dem der Fische nachweisen.

Danach ist wohl die Annahme die wahrscheinlichste, daß auch die vom Lichte in der nervösen Substanz ihres Sehorganes ausgelösten physischen Regungen und ihre psychischen Korrelate bei diesen Wirbellosen ähnliche oder die gleichen sind, wie bei den Fischen und beim total farbenblinden Menschen. Jedenfalls entsprechen sämtliche bisher von mir gefundenen Tatsachen einer solchen Annahme.

Loeb wendet sich, wie wir eben sahen, nachdrücklich gegen den Versuch, die Lichtreaktionen bei Tieren zu den Lichtwahrnehmungen im Sehorgan der höheren Säuger in Beziehung zu bringen, trägt aber kein Bedenken, die fraglichen Vorgänge bei Tieren mit jenen bei Pflanzen (trotz der von mir nachgewiesenen tatsächlichen Verschiedenheiten zwischen beiden) zu identifizieren.

Mir scheint es näherliegend, da, wo Sehorgane vorhanden sind, anzunehmen, daß den im wesentlichen ähnlichen Organen auch im wesentlichen ähnliche Funktionen zukommen dürften. Nach Feststellung des charakteristischen Verhaltens der Sehorgane gegenüber verschieden farbigen Lichtern bei den in Rede stehenden Tieren ist es wohl natürlicher und förderlicher, die fraglichen Vorgänge dem Verständnisse näher zu bringen, indem man an die ähnliche oder gleiche Eigentümlichkeiten zeigenden und uns wenigstens einigermaßen bekannten Vorgänge im menschlichen Sehorgan anknüpft, als sie, in Widerspruch zu einwandfrei festgestellten Tatsachen, mit den so viel weniger bekannten Vorgängen im Pflanzenreiche zu identifizieren.

Auf die Frage, ob die von mir gefundenen Tatsachen nicht doch auch mit der Annahme irgend einer Art von Farbensinn bei Fischen und Wirbellosen vereinbar sein könnten, ist folgendes zu sagen: Ein bei ihnen etwa vorhandener Farbensinn müßte jedenfalls von ganz anderer Art sein, als der unsere, und so, daß wir uns keine Vorstellung von ihm machen können; denn es wäre ein solcher Farbensinn anzunehmen, bei dem die Helligkeiten aller von den Tieren farbig gesehenen Lichter dennoch für sie annähernd oder genau die gleichen wären, wie für den total farbenblinden Menschen; wie unwahrscheinlich eine derartige Annahme wäre, bedarf keiner Betonung. Wollte man aber etwa annehmen, die fraglichen Tiere nähmen zwar auch die von uns gesehenen Farben wahr, aber viel weniger „gesättigt“ (graulicher), als wir, so müßte man eine so außerordentlich geringe Sättigung annehmen, daß die von den Tieren wahrgenommenen Farben auf deren farblosen Helligkeitswert keinen nachweislichen Einfluß hätten. Wir wissen aber, von wie großem Einflusse auch bei geringer Sättigung die farbige Valenz einer Strahlung auf die wahrgenommene Helligkeit ist. Der Versuch, den Beweis für einen Farbensinn bei Insekten etc. aus den Blumenfarben herzuleiten, muß, wie wir oben sahen, schon deshalb vergeblich sein, weil man dabei einen dem unsrigen bis zu einem gewissen Grade vergleichbaren Farbensinn voraussetzt, ein solcher aber nach meinen Untersuchungen bei den fraglichen Tieren ausgeschlossen ist.

Wichtiger und interessanter als das Fehlen eines dem unsrigen vergleichbaren Farbensinnes bei Fischen und Wirbellosen erscheint die von mir nachgewiesene Uebereinstimmung der relativen Reizwerte der verschiedenen spektralen Lichter für alle diese Tiere mit den Helligkeitswerten für unser dunkeladaptiertes Auge; denn durch die Feststellung dieser Tatsache wird es zum ersten Male möglich, eine Vorstellung von der Helligkeitswahrnehmung jener Tiere zu bekommen.

Meine Anschauungen geben aber nicht nur für das tatsächlich gefundene Verhalten der untersuchten Tiere eine erschöpfende Erklärung, sondern gestatten auch zum ersten Male, das unter bestimmten experimentellen Bedingungen zu erwartende vorauszusagen: Für viele der von mir untersuchten, auf genügend kleine Lichtstärkenunterschiede sichtbar reagierenden Arten läßt sich ihr Verhalten z. B. gegenüber 2 beliebig gewählten farbigen Reizlichtern im voraus angeben: es genügt dazu die Kenntnis der Helligkeitswerte der letzteren für das unter entsprechenden Bedingungen sehende total farbenblinde Menschenauge. Wir bedürfen nicht mehr jener unklaren und wissenschaftlicher Behandlung unzugängigen Annahmen von einer

angeblichen „Vorliebe“ oder „Abneigung“ vieler Tiere gegenüber gewissen Farben („Rotscheu“, „Blauvorliebe“, „Lustfarben“ etc.), die auch heute noch vielfach zu Verwirrung führen; die ihnen zugrunde liegenden, größtenteils mit roten und blauen Gläsern angestellten Einzelbeobachtungen finden ihre Erklärung in der Tatsache, daß gerade bei solchen roten und blauen Lichtern die relativen Helligkeitswerte beider für den normalen helladaptierten Menschen von jenen für den total Farbenblinden sehr verschieden sind.

Die Unhaltbarkeit jener noch immer verbreiteten Anschauungen von einer „Vorliebe“ bzw. „Abscheu“ mancher Tierarten für Blau oder Rot etc. erhellt am besten daraus, daß wir z. B. für ein hellliebendes Tier eine „Blauvorliebe“ in Blauscheu und eine gleichzeitige „Rotscheu“ in Rotvorliebe verwandeln können, indem wir die Lichtstärken der beiden Lichter so ändern, daß ein unter entsprechende Bedingungen gebrachtes total farbenblindes Menschenauge, für das vorher das Rot dunkler gewesen war als das Blau, es nun heller sieht als letzteres; Analoges gilt für andere Kombinationen farbiger Lichter. Ebenso können wir durch im Voraus bestimmbare Lichtstärkenänderung beider Reizlichter die angebliche Vorliebe einer untersuchten Art für eines der beiden Reizlichter in Gleichgültigkeit gegen beide verwandeln usw.

Auch die Wirkung der für uns nicht unmittelbar sichtbaren ultravioletten Strahlen auf viele Wirbellose ist durch meine Untersuchungen dem Verständnisse näher gerückt. Während man zum Teile auch heute noch geneigt ist, ebenso wie früher Lubbock, anzunehmen, daß die ultravioletten Strahlen von Insekten und Krebsen als solche direkt wahrgenommen werden, das Spektrum für sie also eine wesentlich andere Begrenzung habe, als für unser Auge, führt der von mir erbrachte Nachweis der relativ starken Fluoreszenz des brechenden Apparates der Arthropodenaugen zu der Auffassung, daß das ultraviolette Licht in diesen nicht als solches wahrgenommen zu werden braucht (für eine derartige Annahme spricht keine einzige Beobachtung), sondern nur vermöge der Fluoreszenz, die die an sich auch für diese Tiere nicht sichtbaren kurzwelligen Strahlen in längerwellige verwandelt. Die so ermittelte Helligkeitswahrnehmung konnten wir sogar einer messenden Untersuchung zugängig machen.

Literatur.

Lichtsinn bei Wirbellosen.

1744 **Trembley,** *Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce. 1er mémoire, p. 11 et 66. Leyde.*

1793 **Sprengel, Chr. Konr.,** *Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen.*

1829 **Grant,** *On the influence of light on the motions of infusoria. Edinb. Journ. of Sc., Vol. 10, p. 346—349.*

— **Rapp,** *Untersuchungen über den Bau einiger Polypen des Mittelländischen Meeres. Nova Acta Academiae naturae curiosorum, T. 14, Pars 2, p. 648.*

1839 **Costa,** *Fauna del regno di Napoli. Pesci.*

1845 **Hoffmeister, W.,** *Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer, Braunschweig.*

1849 **Bridgman** *and* **Newman,** *The Zoologist, No. 4.*

1857 **de Lacaze-Duthiers,** *Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. Troisième partie. Ann. Sc. nat., Zool., Sér. 4 T. 8.*

1859 **Bronn,** *Die Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 2: Strahlentiere, Leipzig.*

1861 **Leydig, F.,** *Die Augen und neue Sinnesorgane der Egel. Arch. f. Anat. u. Physiol.*

1864 **Cohn, F.**, *Ueber die Gesetze der Bewegung mikroskopischer Tiere und Pflanzen unter Einfluß des Lichtes. Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur, Bd. 42.*
— **Sachs**, *Wirkungen farbigen Lichtes auf Pflanzen. Bot. Ztg., Bd. 22, p. 355—358. 361—367. 369—372.*
1865 **Nägeli, C.**, *Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art, München.*
1868 **Plateau, F.**, *Recherches sur les Crustacées d'eau douce de Belgique. Mém. de l'Acad. Roy. de Belgique, T. 34, p. 5.*
1869 **Bert, P.**, *Sur la question de savoir si tous les animaux voient les mêmes rayons lumineux que nous. Arch. de Physiol.*
1870 — *Influence de la lumière verte sur la sensitive. Compt. rend., T. 70, p. 338—340.*
1872 **Pouchet, G.**, *De l'influence de la lumière sur les larves des Diptères privées d'organes extérieurs de la vision. Revue et Mag. de Zool., (2) T. 23.*
— — *Sur les rapides changements de coloration provoqués expérimentalement chez les Crustacées. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. par Robin et Pouchet, T. 8, p. 401—407.*
1873 **Müller, Herm.**, *Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitige Anpassung beider, Leipzig.*
1874—81 **Lubbock**, *Observations on ants, bees and wasps. Journ. Linn. Soc. London. (Ich zitiere im folgenden nach der deutschen Ausgabe in der Internat. wiss. Bibl., Leipzig 1883, und „Die Sinne der Tiere", ebenda 1889.)*
1875 **Pouchet** et **Joubert**, *La vision chez les Cirrhipèdes. Compt. rend. et Mém. Soc. Biol., Sér. 6 T. 2, p. 245—247.*
1876 **Baranetzki**, *Influence de la lumière sur les plasmodia des Myxomycètes. Mém. Soc. Sc. nat. Cherbourg, T. 19, p. 321.*
— **Darwin**, *The effect of cross- and selffertiliz. in the veget. Kingdom. London.*
— **Pouchet**, *Des changements de coloration etc. Journ. de l'anat. et de la physiol.*
— **Romanes**, *Prelimin. observ. on the locom. syst. of medusae. Philos. Transact., Vol. 116.*
— **Mueller**, *Ueber Heliotropismus. Flora, Bd. 50, p. 65—70. 88—95.*
1878 **Bert**, *Influence de la lumière sur les êtres vivants. Rev. scient., T. 21, p. 981—990.*
— **Forel**, *Ueber Gesichtssinn bei Insekten. Mitteil. d. Münchner Entomol. Vereins. (Die Arbeiten Forels, die sich von 1878 bis in die letzten Jahre erstrecken, zitiere ich im folgenden nach seinem zusammenfassenden, 1910 erschienenen Werke „Das Sinnesleben der Insekten".)*
— **Jourdain, S.**, *Sur les changements de couleur du Nika edulis. Compt. rend., T. 87, p. 302—303.*
— **Strasburger, E.**, *Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jen. Ztschr. f. Naturwiss.*
— **Young, E.**, *Contribution à l'influence des milieux physiques sur les êtres vivants. Arch. de Zool. expér., T. 7.*
1879 **Bonnier**, *Les nectaires. Ann. d. Soc. nat., Bot., Paris, Sér. 6 T. 8.*
— **Engelmann, Th. W.**, *Ueber Reizung kontraktilen Protoplasmas durch plötzliche Beleuchtung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 19.*
— **Mayer, Paul**, *Carcinologische Mitteilungen. Aus der Zool. Station zu Neapel.*
1880 **Flemming**, *Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken. Ebenda, Bd. 6.*
— **Groos, W.**, *Ueber den Farbensinn der Tiere, insbesondere der Insekten. Isis, Jahrg. 5.*
— **Jourdan**, *Recherches zoologiques et histologiques sur les zoanthaires du Golfe de Marseille. Ann. d. Sc. nat., Zool., Sér. 6 T. 10.*
1881 **Chatin**, *Contribution expér. à l'étude de la chromotropie chez les Batraciens, les Crustacées et les Insectes, Paris.*
— **Darwin, Ch.**, *The formation of vegetable mould through the action of worms with observations on their habits, London. (Deutsch von Carus, 1882.)*
— **Lubbock**, *On the sense of color among some of the lower animals. Journ. Linn. Soc. Zool., Vol. 16.*
— **de Merejkowsky, C.**, *Les Crustacées inférieurs distinguent-ils les couleurs? Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 93, No. 26.*
— **Müller, H.**, *Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassung an dieselben, Leipzig.*
— **Romanes** and **Ewart**, *Observations on the locomotor system of Echinodermata. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 172, Part 3, p. 855.*
1882 **Engelmann, Th. W.**, *Ueber Licht- und Farbenperzeption niederster Organismen. Pflügers Arch., Bd. 29, p. 387.*
— **Lubbock**, *Ants, bees and wasps, London.*
— **Marshall**, *Die Ontogenie von Reniera filigrana O. Schm. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 27, p. 225.*
— **Matzdorff**, *Ueber die Färbung von Idothea tric. Inaug.-Diss. Berlin.*
— **Müller, H.**, *Ueber die Farbenliebhaberei der Honigbiene. Kosmos, p. 273.*
— **Rohon**, *Untersuchungen über den Amphioxus lanceolatus. Sitz.-ber. d. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl., Bd. 45.*

1883 **Engelmann, Th. W.**, *Bacterium photometricum. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Licht- und Farbensinnes. Pflügers Arch., Bd. 30, p. 92.*
— **Graber, V.**, *Fundamentalversuche über die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit augenloser und geblendeter Tiere. Sitz.-ber. d. math.-naturwiss. Kl. d. k. k. Akad. Wien, Bd. 87, Abt. 1, p. 201.*
— **Ryder, J. A.**, *Primitive visual organs. Science, Vol. 2.*
— **Sharp, B.**, *On visual organs in Solen. Proc. of Acad. Nat. Sc. of Philadelphia, Philadelphia 1884, p. 248—249.*
1884 **Fol** et **Sarasin**, *Sur la pénétration de la lumière dans les eaux du lac de Genève. Compt. rend., T. 99.*
— **Graber, V.**, *Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Tiere, Prag und Leipzig.*
— **Grenacher**, *Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. I. Die Retina der Cephalopoden. Abhandl. d. Naturf.-Ges. Halle, Bd. 16.*
— **Sharp, B.**, *On the visual organs in Lamellibranchiata. Mitteil. Zool. Station Neapel, Jahrg. 1884, H. 4.*
— **Soret**, *Expériences sur la transparence de l'eau. Arch. Sc. phys. et nat., T. 12, p. 158.*
— **Stahl**, *Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Ztg.*
— **Thompson-Lowne, B.**, *On the compound vision and the morphology of the insects. Trans. Linn. Soc. London, (2) Vol. 2, Zool. 1879—88.*
— **Van Beneden, E.**, *Sur la présence à Liége du Niphargus puteanus. Bull. Acad. Roy. de Belgique, Année 53, Sér. 3 T. 8, No. 12, p. 651.*
1885 **Graber, V.**, *Ueber die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit einiger Meertiere. Sitz.-ber. d. math.-naturwiss. Kl. d. k. k. Akad. Wien, Bd. 91, Abt. 1, p. 141.*
— **Plateau**, *Comment les fleurs attirent les insectes. Bull. Acad. Roy. de Belgique, T. 30.*
1886 **Dubois, R.**, *Les élatérides lumineux. Bull. Soc. zool. France, T. 11.*
— **Forel, A.**, *La vision de l'ultra-violet par les fourmis. Rev. sc. (Paris), T. 38.*
— — *Les fourmis perçoivent-elles l'ultra-violet avec leurs yeux ou avec leur peau? Arch. Sc. phys. nat. Genève, (3) T. 16.*
— **Handl, A.**, *Ueber den Farbensinn der Tiere und die Verteilung der Energie im Spektrum. Sitz.-ber. d. math.-naturwiss. Kl. d. k. k. Akad. d. Wiss., Abt. 2, Bd. 94.*
— **Patten, W.**, *Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitteil. Zool. Station Neapel, Bd. 6.*
— **Plateau, F.**, *Recherches sur la perception de la lumière par les Myriopodes aveugles. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., T. 22.*
— **Sarasin, Fol** et, *Sur la pénétration de la lumière dans la profondeur de la mer à diverses heures du jour. Compt. rend., 3 mai.*
1887 **Bateson, W.**, *Notes on the senses and habits of some Crustacea. Journ. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom, Vol. 1, p. 211.*
— **Drost**, *Ueber das Nervensystem und die Sinnesepithelien der Herzmuschel etc. Morph. Jahrb., Bd. 12.*
— **Forel**, *Expériences et remarques critiques sur les sensations des insectes. Recueil zool. Suisse.*
— **Patten**, *Eyes of Molluscs and Arthropods. Journ. of Morphol., Vol. 1, p. 67.*
— **Peckham**, *Some observations on the special sense of wasps. Proc. Nat. Hist. Soc. Wisconsin, p. 105.*
— **Peckham, G. H.** and **E. G.**, *Some observations on the mental powers of spiders. Journ. of Morphol., Bd. 1, p. 383.*
— **Poulton**, *On the colour relation of lepidopterous larvae, pupae imagines and their surroundings. Phil. Trans. B, Vol. 178 (auch 1892, 1899 u. 1903).*
— **Sarasin**, *Die Augen und das Integument der Diadematiden Ceylon. Teil I, 1887/8.*
1888 **Dittrich**, *Ueber das Leuchten der Tiere. Wiss. Beitr. z. Progr. d. Realgymnasiums am Zwinger, Breslau.*
— **Loeb, J.**, *Die Orientierung der Tiere gegen das Licht (tierischer Heliotropismus). Sitz.-ber. d. Würzb. Phys.-med. Ges.*
— **Plateau, F.**, *Recherches expérim. sur la vision chez les Arthropodes. 1.—5. Bull. Acad. Belg., (3) T. 14 (1887); T. 15 (1888), No. 43 (Mém. couronnées etc. Acad. Belg.); T. 16 (1888).*
— **Rawitz, B.**, *Der Mantelrand der Acephalen. Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Teil 1, Bd. 22; Teil 2, Bd. 24 (1890); Teil 3, Bd. 27 (1892).*
1889 **Dubois, R.**, *Sur le mécanisme des fonctions photodermatique et photogénique chez le siphon du Pholas dactylus. Compt. rend., T. 109.*
— — *Sur l'action des agents modificateurs de la contraction photodermatique chez le Pholas dactylus. Compt. rend., T. 109.*
— **Howard, L. O.**, *Butterflies attracted to light at night. Proc. Ent. Soc. Washington, Vol. 4.*
— **Lubbock**, *Die Sinne der Tiere. Internat. wiss. Bibl. Leipzig.*

1889 **Peckham, G. W. and E. G.**, *Observations on sexual selection in spiders of the family Attidae. Papers Nat. Hist. Soc. Wisconsin, Vol. 1.*
— **Verworn, M.**, *Psychophysiologische Protistenstudien, Jena.*
1890 **Bulman**, *On the supposed selective action of bees on flowers. The Zoologist, Ser. 3 Vol. 14, p. 422.*
— **Driesch, H.**, *Heliotropismus und Hydroidpolypen. Zool. Jahrb., p. 147.*
— **Dubois, R.**, *Sur la perception des radiations lumineuses par la peau. Compt. rend., T. 110.*
— **Groom** und **Loeb**, *Der Heliotropismus der Nauplien von Balanus perforatus und die periodischen Tiefenwanderungen pelagischer Tiere. Biol. Ctbl., Bd. 10.*
— **Loeb, J.**, *Der Heliotropismus der Tiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen, Würzburg 1890.*
— — *Weitere Untersuchungen über den Heliotropismus der Tiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen (heliotropische Krümmungen bei Tieren). Pflügers Arch., Bd. 47, p. 391.*
— **Poulton**, *The colours of animals, London.*
1891 **Jourdan, E.**, *Die Sinne und Sinnesorgane der niederen Tiere. Deutsch von W. Marshall. Webers naturwiss. Bibliothek, Bd. 3.*
— **Regnard**, *Recherches expérim. sur les conditions physiques de la vie dans les eaux, Paris.*
— **Willem, V.**, *Sur les perceptions dermato-optiques (Résumé historique et critique). Bull. scient. France et Belgique, T. 23.*
— — *La vision chez les Gastéropodes pulmonés. Compt. rend., T. 112, No. 4.*
— **Wilson, E. B.**, *The heliotropism of Hydra. Amer. Nat., Vol. 25.*
1892 **Dubois, R.**, *Anatomie et physiologie comparées de la Pholade dactyle etc., Paris. Ann. de l'Univ. de Lyon.*
— **Nagel, W. A.**, *Die niederen Sinne der Insekten. Diss. Tübingen.*
— **Oltmanns, F.**, *Ueber die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. Flora, Bd. 75.*
— **Willem**, *De la vision chez les Mollusques gastéropodes pulmonés. Arch. de Biol., T. 12, p. 57—147.*
— **Young**, *La fonction dermatoptique chez le vers de terre. Compt. rend. des Trav. Soc. Helv. Sc. nat., p. 127—128.*
1893 **Chun, C.**, *Leuchtorgane und Facettenauge. Ein Beitrag zur Theorie des Sehens in großen Meerestiefen. Biol. Ctbl., Bd. 13, p. 544—571.*
— **Loeb**, *Ueber die künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Tiere in negativ heliotropische und umgekehrt. Pflügers Arch., Bd. 53.*
1894 **Nagel, W. A.**, *Experimentelle sinnesphysiologische Untersuchungen an Cölenteraten. Pflügers Arch., Bd. 57.*
— — *Ein Beitrag zur Kenntnis des Lichtsinnes augenloser Tiere. Biol. Ctbl., Bd. 14, No. 11.*
— — *Beobachtungen über den Lichtsinn augenloser Muscheln. Ebenda, No. 22.*
— **Peckham**, *The sense of sight in spiders, with some observations on the color sense. Trans. Wisc. Acad. Sci., Arts and Letters, Vol. 10, p. 231.*
1895 **Plateau, F.**, *Comment les fleurs attirent les insectes. Recherches expérimentales. Bull. Acad. Roy. Belgique, (5) T. 30.*
— **Verworn, M.**, *Allgemeine Physiologie, Jena.*
— **Weismann, A.**, *Wie sehen die Insekten? Deutsche Rundschau, Bd. 83.*
1896 **Hesse, R.**, *Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. I. Die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbriciden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 61, H. 3, p. 393.*
— **Nagel, W. A.**, *Der Lichtsinn augenloser Tiere, Jena.*
— **Parker, G. H.**, *Pigment migration in the eyes of Palaemonetes. A preliminary notice. Zool. Anz., Bd. 19.*
— **Rosenstadt**, *Beiträge zur Kenntnis des Baues der zusammengesetzten Augen bei den Dekapoden. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 47.*
— **v. Uexküll, J.**, *Vergleichende sinnesphysiologische Untersuchungen. II. Der Schatten als Reiz für Centrostephanus longispinus. Ztschr. f. Biol., Bd. 34.*
1897 **Davenport, C. B.**, *Experimental morphology, New York.*
— **Davenport** and **Cannon**, *On the determination of the direction and of movement of organisms by light. Journ. of Physiol., Vol. 21, p. 22—32.*
— **Hesse, R.**, *Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der tricladen Turbellarien. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 62, H. 4, p. 527.*
— **Loeb, J.**, *Zur Theorie der physiologischen Licht- und Schwerkraftwirkungen. Pflügers Arch., Bd. 66.*

1897 **Oltmanns,** *Ueber positiven und negativen Heliotropismus. Flora, Bd. 83, p. 1—32.*
— **v. Uexküll, J.,** *Ueber die Reflexe bei Seeigeln. Ztschr. f. Biol., Bd. 34, p. 298.*
1898 **Bethe,** *Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 70, p. 15—100.*
— **Kienitz-Gerloff,** *Prof. Plateau und die Blumentheorie. I und II. Biol. Ctbl., Bd. 18 (1898) und Bd. 23 (1903).*
— **Patten, W.,** *A basis for a theory of colour vision. Amer. Nat., Vol. 32.*
— **Reeker,** *Wie ziehen die Blumen die Insekten an? Der zool. Garten, Jahrg. 39, Bd. 14.*
— **Rhumbler,** *Physikal. Analyse von Lebenserschein. der Zelle I. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 7.*
1899 **Axenfeld, D.,** *Quelques observations sur la vue des Arthropodes. Arch. ital. d. Biol., T. 31.*
— **Beer, T., Bethe, A.,** *und* **v. Uexküll, J.,** *Vorschläge zu einer objektivierenden Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems. Ctbl. f. Physiol., Bd. 13, No. 6, p. 137—141.*
— **Bulman,** *Bees and the origin of flowers. Nat. Sc., Vol. 14, p. 128—130.*
— **Davenport** *and* **Lewis,** *Phototaxis of Daphnia. Science, N. S. Vol. 9, p. 368.*
— **Miltz, O.,** *Das Auge der Polyphemiden. Biblioth. zool., H. 28.*
— **Plateau, F.,** *Nouvelles recherches sur les rapports entre les insectes et les fleurs. Deuxième partie. Le choix des couleurs par les insectes. Mém. Soc. zool. de France.*
— — *Nouvelles recherches sur les rapports entre les insectes et les fleurs. Mém. Soc. zool. de France, T. 12.*
— **v. Uexküll, J.,** *Die Physiologie der Pedicellarien. Ztschr. f. Biol., Bd. 17.*
— **Verworn,** *Allgemeine Physiologie. 3. Aufl. Jena.*
— **Yerkes,** *Reactions of Entomostraca to stimulation by light. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 3, p. 157—182.*
1900 **Harrington** *and* **Leaming,** *The reaction of Amoeba to light of different colors. Amer. Journ. Physiol., Vol. 3, p. 9—16.*
— **Holt, E. B.,** *and* **Lee, F. S.,** *The theory of phototactic response. Amer. Journ. Physiol., Vol. 4.*
— **Parker** *and* **Burnett,** *Te reactions of planarians with and without eyes to light. Amer. Journ. Physiol., Vol. 4.*
— **Plateau, F.,** *Expériences sur l'attraction des insectes par les étoffes colorées et les objets brillants. Ann. Soc. Ent. Belg., T. 44.*
— **Towle, W. E.,** *A study in the heliotropism of Cypridopsis. Amer. Journ. Physiol., Vol. 3, No. 8, p. 345—365.*
— **v. Uexküll, J.,** *Die Wirkung von Licht und Schatten auf die Seeigel. Ztschr. f. Biol., Bd. 40 (N. F. Bd. 22).*
— **Wagner,** *On the eye-spot and flagellum of Euglena viridis. Journ. Linn. Soc. (Zool.) London, Vol. 27, p. 463—481.*
— **Yerkes, R. M.,** *Reactions of Entomostraca to stimulation by light. II. Reactions of Daphnia and Cypris. Amer. Journ. Physiol., Vol. 4.*
1901 **Field, Adele,** *A study on an ant. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia 1901—04.*
— **Forel, A.,** *Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten, München.*
— **Frandsen, P.,** *Studies on the reactions of Limax maximus to directive stimuli. Proc. Amer. Acad. Arts and Sci., Vol. 37, No. 8, p. 185—227.*
— **Holmes, S. J.,** *Phototaxis in the Amphipoda. Amer. Journ. Physiol. Vol. 5.*
— **Holt, E. B.,** *and* **Lee, F. S.,** *The theory of phototactic response. Amer. Journ. Physiol., Vol. 4, No. 9, p. 460—481.*
— *Sensations des insectes. Rivista di Biologia generale, Vol. 2, p. 561. 641; Vol. 3, p. 7. 241. 401 (1901/02).*
— **Kreusler,** *Annalen der Physik, Bd. 6.*
— **Mitsukuri, K.,** *Negative phototaxis and other properties of Littorina as factors in determining its habitat. Annotationes Zoologicae Japonenses, Vol. 4, Part 1, p. 1—19.*
— **Parker, G. H.,** *The reactions of Copepods to various stimuli and the bearing of this on daily depth-migrations. Bull. U. S. Fish Comm., Vol. 21.*
— **Parker, G. H.,** *and* **Arkin, L.,** *The directive influence of light on the earthworm Allolobophora foetida (Sav.) Amer. Journ. Physiol., Vol. 5.*
— **Pearl, R.,** *and* **Cole, L.,** *The effect of very intense light on organisms. Third Rep. of Mich. Acad. of Sc.*
— **Râdl, Em.,** *Ueber den Phototropismus einiger Arthropoden. Biol. Ctbl., Bd. 21.*
— — *Ueber die Lichtreaktionen der Arthropoden. Pflügers Arch., Bd. 87.*
— **Steinach,** *Ueber die lokomotorische Funktion des Lichtes bei Cephalopoden. Pflügers Arch., Bd. 87, p. 38.*

1902 **Forel** und **Dufour,** *Ueber die Empfindlichkeit der Ameisen für ultraviolette und Röntgensche Strahlen. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 17, p. 335—338.*
— **Gaidukow,** *Ueber den Einfluß farbiger Lichter auf die Färbung lebender Oscillarien. Abhandl. d. Preuß. Akad. d. Wiss. Berlin.*
— **Hess, C.,** *Ueber das Vorkommen von Sehpurpur bei Cephalopoden. Ctbl. f. Physiol., No. 4.*
— **Parker, G. H.,** *The reactions of Copepods to various stimuli and the bearing of this on daily depth-migrations. U. S. Fish Comm. Wood's Holl, Mass.*
— **Smith, Amella,** *The influence of temperature, odors, light and contact on the movements of the earthworm. Amer. Journ. Physiol., Vol. 6, p. 459—486.*
— **Yerkes, A.,** *Contribution to the physiology of the nervous system of the Medusa Gonionemus Murbachi. I. Amer. Journ. Physiol., Vol. 6.*
1903 **Adams, G. P.,** *On the negative and positive phototropism of the earthworm Allolobophora foetida (Sav.) as determined by light of different intensities. Amer. Journ. Physiol., Vol. 9, No. 1, p. 26.*
— **Andreae,** *Inwiefern werden Insekten durch Farbe und Duft der Blumen angezogen? Beiheft z. Bot. Ctbl., Bd. 15, H. 3.*
— **Aufsess, V.,** *Die Farbe der Seen. Inaug.-Diss. München und Ann. d. Phys., Bd. 4 (1904), H. 13.*
— **Bohn,** *Actions tropiques de la lumière. Compt. rend. de la Soc. de Biol. Paris, T. 55, p. 1440—1442.*
— — *Sur le phototropisme des artiozoaires supérieurs. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 137, p. 1292—1294.*
— **v. Buttel-Reepen,** *Ueber die Bedeutung der Stirnaugen und der Seitenaugen bei der Honigbiene. Bienenwirtschaftl. Ctbl., No. 21.*
— **Hertel, E.,** *Experimentelles über ultraviolettes Licht. Ber. Ophthalmol. Ges. Heidelberg.*
— **Holmes,** *Phototaxis in Volvox. Biol. Bull., Vol. 4.*
— **Kathriner,** *Versuche über die Art der Orientierung der Honigbiene. Biol. Ctbl., p. 646.*
— **Parker, G. H.,** *The phototropism of the mourning-cloak butterfly, Vanessa antiopa Linn. Mark Anniv. Volume, No. 23, p. 453—469, Pl. 33.*
— **Ràdl, Em.,** *Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere, Leipzig.*
— **Torelle, E.,** *The response of the frog to light. Amer. Journ. Physiol., Vol. 9, No. 6, p. 466—488.*
— **Yerkes,** *A study of the reactions and reaction times of the Medusa Gonionemus etc. Amer. Journ. Physiol., Vol. 9.*
— — *Reaction of Daphnia pulex to light and heat. Mark Anniv. Volume, p. 359.*
1904 **Bohn,** *Théorie nouvelle du phototropisme. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 139, p. 890—891.*
— **Gilsay,** *Ueber die Bedeutung der Krone bei den Blüten und über das Farbenunterscheidungsvermögen der Insekten. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 40.*
— **Hertel,** *Ueber Beeinflussung der Organismen durch Licht, speziell durch die chemisch wirksamen Strahlen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 4, H. 1.*
— — *Ueber physiologische Wirkung von Strahlen verschiedener Wellenlänge. Ebenda. Bd. 5, H. 1.*
— **Jennings,** *The behavior of Paramaecium. Journ. comp. Neurol. and Psychol., Vol. 14, No. 6.*
— **Keeble** and **Gamble,** *The colour physiology of the higher Crustacea. Phil. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol. 196, p. 295—388.*
— — — *Hippolyte varians, a study in colour change. The colour physiology in higher Crustacea. Quart. Journ. microsc. Sc., Vol. 43 (1900), und Phil. Transact. B, Vol. 196 (1903), Part 3; Vol. 198 (1905).*
— — — *The bionomics of convoluta roscoffensis etc. Quarterly Journal of micr. Science, Vol. 47, N. S.*
— **Wéry, Joséphine,** *Quelques expériences sur l'attraction des abeilles par les fleurs. Bull. Acad. Roy. de Belg., Déc.*
1905 **Bauer, V.,** *Ueber einen objektiven Nachweis des Simultankontrastes bei Tieren. Ctbl. f. Physiol., Bd. 19.*
— **Bohn, G.,** *Attractions et oscillations des animaux marins sous l'influence de la lumière. Mém. Inst. gén. psychol. Paris, No. 1, 110 p.*
— **Carpenter, F. W.,** *The reactions of the pomace fly (Drosophila ampelophila Loew) to light, gravity, and mechanical stimulation. Amer. Nat., Vol. 39 (459), p. 157.*
— **Detto,** *Blütenbiologische Untersuchungen. Flora, Bd. 94.*
— **Harper, E. H.,** *Reactions to light and mechanical stimuli in the earthworm Perichaeta bermudensis (Beddard). Biol. Bull., Vol. 10, No. 1, p. 17—34.*

1905 **Holmes, S. J.**, *The reactions of Ranatra to light. Journ. comp. Neurol. and Psychol., Vol. 15, No. 4, p. 305—349.*

— The selection of random movements as a factor in phototaxis. Journ. comp. Neurol. and Psychol., Vol. 15, No. 2. p. 98—112.

— **Keeble, F.**, *and* **Gamble, W.**, *1904 und 1905, The colour-physiology of higher Crustacea, Part II. Phil. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B Vol. 196 (1904) und Vol. 198 (1905).*

— **Piper**, *Das elektromotorische Verhalten der Retina von Eledone moschata. Arch. f. Anat. u. Physiol., p. 453.*

— **Smith, G.**, *The effect of pigment-migration in the phototropism of Gammarus annulatus. Amer. Journ., Vol. 13.*

1906 **Bohn**, *Sur les mouvements de roulement influencés par la lumière. Compt. rend. de la Soc. de Biol. Paris, T. 61, p. 468.*

— **Escherich**, *Die Ameise. Braunschweig.*

— **Hadley**, *The reaction of optical stimuli to rheotaxis in the American Lobster (Homarus americanus). Amer. Journ. Physiol., Vol. 17, p. 326—342.*

— **Jennings, H. S.**, *Behavior of the lower organisms. New York Columbia University Press.*

— **Loeb**, *Ueber die Erregung von positivem Heliotropismus durch Säure, insbesondere Kohlensäure, und von negativem Heliotropismus durch ultraviolette Strahlen. Pflügers Archiv, Bd. 115.*

— *— Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig.*

— **Lyon**, *Note on the heliotropism of Palaemonetes larvae. Biol. Bull., Vol. 12, p. 23—25.*

— **Mast, S. O.**, *Light reactions in lower organisms. I. Stentor coeruleus. Journ. of exper. Zool., Vol. 3, Sept., p. 359—399.*

— **Mayer** *and* **Soule**, *Some reactions of caterpillars and moths. Journ. xper. Zool., Vol. 3, p. 415.*

— **Minkiewicz, R.**, *Sur le chromotropisme et son inversion artificielle. Compt. rend., Nov., Déc.*

— **Plateau, F.**, *Les fleurs artificielles et les insectes. Mém. Sc. Acad. Roy. de Belg., T. 1.*

— *— Note sur l'emploi de récipients en verre dans l'étude des rapports des insectes avec les fleurs. Ebenda, Déc.*

— **Prognow, Oskar**, *Der Farbensinn der Lepidoptera und die geschlechtliche Zuchtwahl. Entomol. Ztschr.*

— **Ràdl, E.**, *Einige Bemerkungen und Beobachtungen über den Phototropismus der Tiere. Biol. Ctbl.*

1907 **Bohn**, *Le rhythme nycthéméral chez les Actinies. Compt. rend. de la Soc. de Biol. Paris, T. 62, p. 473.*

— **Cole, L. J.**, *Influence of direction vs. intensity of light in determining the phototropic responses of organisms. Abstract. Journ. comp. Neurol. and Psychol., Vol. 17, p. 192.*

— *— An experimental study of the image-forming powers of various types of eyes. Proc. Amer. Acad. Arts and Sc., Vol. 42, No. 16, p. 333.*

— **Mast**, *Light reactions in lower organisms. II. Volvox. Journ. comp. Neurol. and Psychol., Vol. 17, p. 99—180.*

— **Minkiewicz**, *Analyse expérimentale de l'instinct de déguisement chez les Brachyures oxyrhynques. Arch. de Zool. expér. et gén., T. 7, p. 37—67.*

— **Plateau, F.**, *Les insectes et la couleur des fleurs. Année physiologique de Binet.*

— **Torrey**, *The method of trial and the tropism hypothesis. Science, N. S. Vol. 26, p. 313.*

— **Walter**, *The reactions of Planarians to light. Journ. exper. Zool., Vol. 5, p. 35—162.*

— **Went**, *Ueber Zwecklosigkeit in der lebenden Natur, Biol. Ctbl., Bd. 27.*

1908 **Bauer, V.**, *Ueber die reflektorische Regulierung der Schwimmbewegungen bei den Mysiden. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 8.*

— **Dohrn, R.**, *Ueber die Augen einiger Tiefseemacruren. In.-Diss. Marburg.*

— **Fitting**, *Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom Etiolement. Jahrb. f. wissenseh, Botanik, Bd. 45, p. 83—136.*

— **Hadley**, *The reaction of blinded lobster to light. Amer. Journ. Physiol., Vol. 21, p. 180—199.*

— **Hanssen**, *Recherches expérimentales sur la sensibilation optique du protoplasma. Bull. Acad. Roy. Sc. et Lett. Danemark, T. 3, p. 113—142, 4 pls.*

— **Holmes**, *Phototaxis in fiddler crabs and its relation to theories of orientation. Journ. comp. Neurol. and Psych., Vol. 18, p. 493—497.*

— **Loeb, J.**, *Ueber Heliotropismus und die periodischen Tiefenbewegungen pelagischer Tiere. Biol. Ctbl., Bd. 28.*

1908 ***Minkiewicz, R.***, *Etude expérimentale du synchromatisme de Hippolyte varians Leach. Not préliminaire. Anz. Akad. Wiss. Krakau, No. 9.*
— — *Sur le chlorotropisme normal des Pagures. Compt. rend., Nov., p. 3.*
— ***Ostwald, Wolfg.***, *Ueber die Lichtempfindlichkeit tierischer Oxydasen und über die Beziehungen dieser Eigenschaft zu den Erscheinungen des tierischen Phototropismus, Habilit.-Schr. Springer, Berlin.*
— ***Pearse***, *Observ. on the behavior of the Holothurian Thyone briareus. Biol. Bull., Vol. 15*
— ***Pütter***, *Organologie des Auges. Hdb. d. ges. Augenheilkunde.*
1909 ***Bauer, V.***, *Vertikalwanderung des Planktons und Phototaxis. Biol. Ctbl., Bd. 29.*
— ***Blaauw***, *Die Perzeption des Lichtes. Trav. Bot. Néerlandais, Bd. 5, p. 209.*
— ***Bohn***, *La naissance de l'tntelligence, Paris.*
— — *Quelques observations sur les chenilles des des dunes. Bull. Inst. Général de Psychol.*
— ***Demoll***, *Ueber d. Augen u. Augenstielreflexe von Squilla mantis. Zool. Jahrb., Bd. 27.*
— ***Hess, C.***, *Untersuchungen über den Lichtsinn bei wirbellosen Tieren. Arch. f. Augenheilk., Bd. 64, Ergänzungsheft.*
— ***Krusius***, *Zur vergleich. Physiologie d. Pupillenspiels. Arch. f. Augenheilkunde. Bd. 64, Ergänz.-Heft.*
— ***Loeb***, *Die Bedeutung der Tropismen für die Psychologie, Leipzig, 51 pp.*
— ***Lovell***, *The color sense in the honey-bee; is conspicuousness an advantage to flowers? Amer. Nat., Vol. 43, p. 338—349.*
— ***Mangold, E.***, *Sinnesphysiologische Studien an Echinodermen. Ihre Reaktionen auf Licht und auf Schatten. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 9.*
— ***Minkiewicz, R.***, *Versuch einer Analyse des Instinkts nach objektiver vergleichender und experimenteller Methode. Zool. Jahrb., Bd. 28, Syst.*
— ***Murbach***, *Some light reactions of the Medusa Gonionemus. Biol. Bull., Vol. 17, p. 354—368.*
1910 ***Cowles***, *Stimuli produced by light and by contact with solid walls as factors in the behavior of Ophiuroids. Journ. exp. Zool., p. 387.*
— — *Reactions to light and other points in the behavior of the starfish. Papers Tortugas Lab. Carnegie Inst. Wash.*
— ***Doflein, F.***, *Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen. Festschrift f. R. Hertwig, Bd. 3.*
— ***Ewald***, *Ueber Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen, Erlangen. (Sep. aus Biol. Ctbl., Bd. 30.)*
— ***Exner, F. u. S.***, *Die physiologischen Grundlagen der Blütenfärbungen. Sitz.-ber. d. Akad. d. Wiss., Math.-naturwiss. Kl., Bd. 119, Februar.*
— ***Forel***, *Das Sinnesleben der Insekten, München.*
— ***Franz, V.***, *Phototaxis und Wanderung. Internat. Rev. d. gesamten Hydrobiol. u. Hydrogr.*
— ***Hess, C.***, *Ueber Fluoreszenz an den Augen von Insekten und Krebsen. Pflügers Arch., Bd. 137.*
— — *Neue Untersuch. üb. d. Lichtsinn bei wirbellosen Tieren. Pflügers Arch., Bd. 136.*
— ***Loeb, J.***, *and* ***Maxwell, S.***, *Further proof of the identity of heliotropism in animals and plants. University of California Publications in Physiol., Vol. 3, No. 17, p. 195.*
— ***Mast***, *Reactions to light in marine Turbellaria. Publ. Carnegie Inst. Washing.*
— — *Reactions in Amoeba to light. Journ. exp. Zool., p. 265.*
— — *The effect of light on the movements of lower organisms. Transact. Illumin.-engineering Soc. Baltimore, Oct.*
1911 ***Cowdry, E. V.***, *The colour changes of Octopus vulg. Univ. of Toronto Studies, Biol. Ser.*
— ***Helland Hansen*** *vgl. Ztschr. d. Ges. f. Erdkunde, Berlin, p. 447.*
— ***Hess, C.***, *Experimentelle Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Pflügers Arch., Bd. 142.*
— ***Holmes***, *The beginning of intelligence. Science, 33.*
— ***Jackson***, *The control of phototactic reactions in Hyalella by chemicals. Journ. comp. Neur. and Psychol., p. 259.*
— ***Kirchner***, *Blumen und Insekten. Leipzig.*
— ***Loeb, J.***, *Die Tropismen. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol., Bd. 4, p. 451.*
— ***Mast, S. O.***, *Light and the behavior of organisms. New York, John Wiley & Sons.*
— ***Mc Ginnis, Mary O.***, *Reactions of Branchipus serratus to light, heat and gravity. Journ. exp. Zool., p. 227.*
— ***Morse, Max***, *Alleged rhythm in phototaxis synchronous with ocean tides. Proc. Soc. exp. biol. and med., p. 145.*
— ***Steuer***, *Leitfaden der Planktonkunde. Leipzig, Teubner.*

Zweiter Teil.

Dioptrik. Sichtbare Lichtwirkungen am Sehorgan.

I. Das Sehorgan der Wirbeltiere.

Die einfachsten Formen der Sehorgane, welchen wir in der Wirbeltierreihe begegnen, stellen die lichtempfindlichen Gebilde bei *Amphioxus* dar. Wir sahen oben (p. 619), daß und in welcher Weise diese „Becheraugen" Licht bzw. Lichtstärkenunterschiede wahrzunehmen vermögen. Daß eine solche einzelne Sehzelle, die wir morphologisch der Stäbchen- und Zapfensehzelle des Craniotenauges homologisieren dürfen (s. o.), auch die Wahrnehmung der Richtung zu vermitteln vermag, aus der das Licht kommt, läßt sich nicht wohl annehmen. Wenn die Tiere, wie Parker angibt, bei Belichtung des Vorderendes nach rückwärts, bei Belichtung des hinteren Abschnittes nach vorn fliehen, so scheint hier die erste Andeutung dessen vorzuliegen, was man bei höher entwickelten Sehorganen als „Richtungssehen" bezeichnet; dieses wird aber hier nicht durch ein einzelnes Sehorgan, sondern dadurch vermittelt, daß die verschiedenen, über den ganzen Körper verteilten Sehorgane eines Tieres verschieden starke Lichtreize empfangen. Prinzipiell erscheint das Richtungssehen des Craniotenauges von einer solchen Richtungswahrnehmung bei *Amphioxus* nicht wesentlich verschieden, nachdem Boveri (1904) gezeigt hat, daß das Craniotenauge „phylogenetisch durch engere Vereinigung von Gebilden entstanden ist, die selbst schon Lichtempfindungsorgane waren, ohne miteinander zu einer höheren Einheit verbunden zu sein". Die Sehelemente, durch deren Reizung auch bei *Amphioxus* eine Art von Richtungssehen zustande kommen kann, sind hier räumlich relativ weit voneinander gesonderte Individuen, im Craniotenauge dicht aneinander gelagerte Bestandteile einer höheren Einheit.



Fig. 13. Querschnitt durch einen *Amphioxus*, die Becheraugen zeigend (nach Hesse).

Die dioptrischen Verhältnisse zeigen in der ganzen Wirbeltierreihe im wesentlichen übereinstimmendes Verhalten, ja eine gewisse Einförmigkeit. Es kann hier nicht unsere Aufgabe sein, alle kleinen Verschiedenheiten aufzuzählen, welche die einzelnen Teile des brechenden Apparates im Craniotenauge zeigen. Nur einige Fragen von allgemeinerem Interesse seien besprochen.

A. Linse.

Unter den brechenden Medien interessiert uns in erster Linie das Verhalten der Linse. Ich beschränke mich auf eine kurze Erörterung der dioptrisch wichtigsten Fragen und verweise wegen der morphologischen Verhältnisse auf die vortreffliche, erschöpfende Darstellung der Wirbeltierlinse durch Rabl (1898 und 1899).

Der große Brechwert der Linse, durch den erst die Ausbildung von Augen mit verhältnismäßig kurzen Sehachsen möglich geworden ist, beruht wesentlich auf ihrer Schichtung: Vom optischen Standpunkte können wir sie im wesentlichen als aus konzentrischen Schalen gebildet ansehen, deren Brechungsindex entsprechend der Kernmitte am höchsten ist und von da nach beiden Polen abnimmt.

Matthiessen hatte geglaubt, die diese Indexvariationen darstellende „Indizikalkurve" könne bei Menschen und Tieren genügend genau durch einen Parabelschnitt wiedergegeben werden, und aus einer von ihm angegebenen Formel lasse sich der „Totalindex" der Linse berechnen, sofern jener des Poles und des Kernzentrums bekannt sei. Ich habe die Irrigkeit der Matthiessenschen Voraussetzungen früher (1905) eingehend dargetan, doch begegnen wir auch heute noch der unzutreffenden Angabe, das Brechungsvermögen der Linse wachse von der Grenze der Kapsel gegen die äußere Kortikalschicht an nach der Mitte zu kontinuierlich und es erfolge von da an keine sprungweise Aenderung des Brechungsindex (Pütter). Da auf Grund jener irrigen Formeln auch noch immer unzutreffende Werte für die Totalindices der Linsen mitgeteilt werden, seien kurz einige leicht zu wiederholende Versuche angeführt, die zeigen, wie viel verwickelter der Strahlengang auch in verschiedenen Tierlinsen ist, als heute in der Regel noch angenommen wird.

Untersucht man Säugerlinsen, z. B. vom Kalb, bei passender Belichtung mit einer genügend kleinen punktförmigen Lichtquelle, so sieht man nicht, wie allgemein angenommen wurde, ein, sondern zwei vordere Linsenbildchen: neben dem bisher allein gekannten sogenannten vorderen Purkinjeschen Linsenbildchen, das an der Vorderfläche der Linse zustande kommt, ist ein zweites, der Kernoberfläche entsprechendes (von mir als „erstes Kernbildchen" beschriebenes) sichtbar; ebenso sieht man außer dem hinteren Rindenbildchen ein „hinteres Kernbildchen". Diese beiden Bilder zeigen an, daß schon in jugendlichen Rinderaugen der Index von der Rinde zum Kerne nicht kontinuierlich, sondern an der Kernoberfläche sprungweise zunimmt. Die Lichtstärke der Kernbildchen wächst mit zunehmendem Alter und ist z. B. bei alten Ochsenaugen kaum geringer als die der Rindenbildchen; der Indexunterschied an der Grenze zwischen Rinde und Kern wird also mit zunehmendem Alter immer größer. Aehnliches fand ich auch bei anderen Säugern; beim Menschen sind nach dem 25. Jahre die Kernbildchen stets, im früheren Alter nur ausnahmsweise zu sehen; bei Kaninchen überzeugt man sich in gleicher Weise davon (vgl. Fig. 14), daß hier zwischen vorderem Pol und Kern oft an zwei Stellen deutliche Diskontinuitätsflächen vorhanden sind. (Aehnliche Bilder sah Schmidt früher bei Pferden, ohne sie deuten

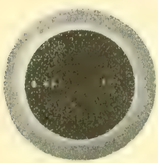


Fig. 14. Rindenbild und mehrfache Kernbildchen in der Kaninchenlinse.

zu können.) Sehr sorgfältige direkte Indexbestimmungen mit dem Abbeschen Refraktometer bei Säugern und Vögeln verdanken wir Freytag (1909). Bei Katze und Kaninchen konnte er die von mir gefundenen Indexstufen auch refraktometrisch nachweisen.

Etwas anders als bei den Säugerlinsen liegen die Verhältnisse bei den Linsen der Fische und der Cephalopoden. Man findet (s. Fig. 15) bei Bestrahlung mit angenähert punktförmigen Lichtquellen neben dem vorderen Linsenbilde kernwärts und deutlich von ihm gesondert einen feinen, nicht ganz scharf begrenzten Lichtkegel, dessen Spitze angenähert dem Mittelpunkte der Linse entspricht. Ein ähnlicher Lichtkegel erscheint neben dem deutlich sichtbaren hinteren Linsenbildchen kernwärts von ihm, so, daß seine Spitze jene des ersten fast berührt. Die Indizialkurve zeigt also hier wesentlich anderen Verlauf als bei den vorher besprochenen Säugerlinsen: sie steigt an der Kerngrenze mehr oder weniger sprungweise, weiterhin innerhalb des Kerngebietes verhältnismäßig steil, aber angenähert gleichmäßig an. Also auch hier verhält sie sich wesentlich anders, als nach Matthiessen noch angenommen wird.

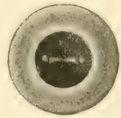


Fig. 15. Linsenbildchen im Fischauge.

Diesem steilen Anstiege der Indizialkurve entsprechend findet man die Differenz zwischen Kern- und Rindenindex bei Fischen beträchtlich größer als beim Säuger. Hier wie dort zeigt der Index des vorderen Poles meist Werte von ca. 1,38—1,39; während aber der Index des Kernzentrums beim Menschen durchschnittlich nur ungefähr 1,41—1,42 beträgt, wird er bei Fischen = 1,51, ja noch höher gefunden (Matthiessen), was wohl damit zusammenhängt, daß bei den Wassertieren die Brechung an der Hornhaut wegfällt und die Konvergenz der Strahlen durch die Linse allein herbeigeführt werden muß; wenigstens zeigt auch bei einigen Wassersäugern das Kernzentrum auffallend hohe Indices. Nur bei Vögeln und Reptilien ist es mir bisher nicht möglich gewesen, neben den Rindenbildchen auch jenen Kernbildchen entsprechende Spiegelbilder in der Linse nachzuweisen.

Meine Methoden gestatten somit, die Irrigkeit der herrschenden Anschauungen über den Strahlengang in der Linse darzutun, und decken eine Reihe neuer Eigentümlichkeiten und Verschiedenheiten im optischen Bau der Linsen verschiedener Tierklassen auf.

Der Sauropsidenlinse kommt eine besondere Stellung zu durch das Vorhandensein jener merkwürdigen, als Ringwulst bezeichneten Bildung, die sich im wesentlichen als eine durchsichtige Lage vorwiegend radiär angeordneter Elemente längs des Linsenäquators darstellt. Die vielerörterte Frage nach seiner Bedeutung konnten wir (1909, vgl. p. 823) der Lösung näher bringen durch den Nachweis, daß der Ringwulst in der Tierreihe wesentlich nur da auftritt, wo ein akkommodativer Druck der Binnenmuskeln des Auges auf die Linse und dadurch bedingte Wölbungsänderungen der letzteren nachweisbar sind. Danach kann es wohl nicht mehr zweifelhaft sein, daß er die Aufgabe hat, den von der Binnenmuskulatur auf die Linsenvorderfläche ausgeübten Druck in zweckmäßiger Form auf die Linsenmasse selbst zu übertragen. Für eine solche Auffassung spricht u. a. auch der Umstand, daß wir den Ringwulst nicht überall gleich breit, sondern oben und hinten oben, da, wo die Ciliarfortsätze am stärksten entwickelt sind, nicht unbeträchtlich breiter fanden als unten und vorn unten. (Auf Grund

anatomischer Betrachtung meinte schon H. Müller, es wäre „vielleicht daran zu denken, ob nicht die Kompression der Linse von seiten des Ciliarkörpers dadurch besonders für die Mitte der Linse wirksam werde, daß sie am Rande zunächst jenen Ring trifft, dessen Fasern mit ihrer Achse in der Richtung des ausgeübten Druckes stehen, oder ob etwa die Elastizität der Linse durch jene Anordnung eine vollkommenere wird“. Im Sinne der ersteren Annahme äußerte sich auch Rabl.)

Einen interessanten Zusammenhang zwischen Ringwulstgröße und Fluggeschwindigkeit bei Vögeln hat Rabl (vgl. p. 822) aufgedeckt: den größten Ringwulst zeigen die schnellfliegenden Schwalben, den kleinsten Gänse und Enten. Der Umstand, daß bei Nachtvögeln, deren Akkommodationsbreite wir verhältnismäßig gering fanden (s. u.), der Ringwulst beträchtlich kleiner ist als bei Tagvögeln, deutet auch auf Beziehungen zwischen Ringwulstgröße und Akkommodationsbreite; daß aber letztere nicht allein für die Ringwulstgröße bestimmend ist, zeigt u. a. die Tatsache, daß bei der stark akkommodierenden Teichschildkröte ein verhältnismäßig kleinerer Ringwulst gefunden wird, als bei den von uns untersuchten Sauriern mit geringerer Akkommodationsbreite.

Die Schlange besitzt keinen Ringwulst, die meisten Schlangen zeigen nur verhältnismäßig unbedeutende akkommodative Wölbungsvermehrung der Linse, bisher mit einziger Ausnahme der Würfelnatter. Es steht noch dahin, ob bzw. wie die eigentümliche hohe Epithelschicht am vorderen Pole der Schlangenlinse mit den fraglichen akkommodativen Vorgängen funktionell in Zusammenhang zu bringen ist.

Dioptrisch kommt dem Ringwulste keine andere Rolle zu als der eigentlichen Linsenmasse selbst; er ist optisch, wenigstens bei Vögeln, nur wenig von der anliegenden Linsensubstanz verschieden und der Strahlengang wird in ihm, abgesehen von der Schichtungswirkung, kein wesentlich anderer sein, als in der Linsensubstanz selbst, was mit unseren Befunden über seine Funktion gut in Einklang steht. Beim Sehen kommt er direkt wenig in Betracht, da er unter gewöhnlichen Verhältnissen stets von der Iris bedeckt ist.

Die übrigen brechenden Medien des Auges haben für die vergleichende Physiologie des Gesichtssinnes so geringes Interesse, daß ich auf eingehendere Erörterung derselben verzichten darf. Hornhaut, Kammerwasser und Glaskörper zeigen durch die ganze Vertebratenreihe optisch im wesentlichen ähnliche oder gleiche Eigenschaften. Den Beziehungen des Hornhautdurchmessers zur Größe des Auges ist Pütter (1908) nachgegangen; für die physiologisch interessante Frage nach der Lichtstärke der Netzhautbilder kommt in erster Linie die mittlere Größe der Pupille in Betracht. Im allgemeinen wird man gewiß große Pupillen vorwiegend in Augen mit großen Hornhäuten finden; ob aber die Pupillengröße der Hornhautgröße proportional variiert oder noch von anderen Faktoren (z. B. Entwicklung der Irismuskulatur u. a.) mitbestimmt und daher vom Hornhautdurchmesser innerhalb gewisser Grenzen unabhängig ist, wurde bisher nicht genauer untersucht.

Der Anteil, den die Hornhautbrechkraft an der Gesamtbrechkraft des Auges hat, ist nach Untersuchungen von Matthiessen bei verschiedenen Tieren verschieden. Einzelheiten hierüber, die besonderes physiologisches Interesse beanspruchten, sind mir nicht bekannt. Daß unter normalen Lebensbedingungen die Hornhautbrechung nur bei

Lufttieren in Betracht kommt, bedarf keiner Betonung. Die früher verbreitete Annahme, infolge Wegfalls der Hornhautbrechung bei Wassertieren sei hier die Wölbung der Hornhaut eine geringere und unregelmäßigere, entspricht nach Untersuchungen BEERS im allgemeinen nicht den Tatsachen.

BEER (1894, vgl. p. 839) fand bei vielen Fischarten die Hornhaut regelmäßig und relativ stark gewölbt, Astigmatismus oft gering oder in nennenswertem Maße überhaupt nicht vorhanden. Bei einigen Spariden dagegen fand er Hornhautwölbungen, die ein deutliches Sehen in der Luft behindern würden, z. B. keratoconusartige Bildungen und facettenartige Abflachungen, die in Luft starken unregelmäßigen Astigmatismus zur Folge haben würden. Auch eine Angabe MATTHIESSENS (1886) über ansehnlichen Hornhautastigmatismus (von ca. 4—4½ Dioptrien) bei Walen sei erwähnt. Doch ist auch für verschiedene Luftsäuger ein verhältnismäßig starker regelmäßiger Astigmatismus beschrieben worden, der z. B. bei Katzen auffallend stark und hier Anlaß zur Bildung der schlitzförmigen Pupille sein soll (s. u.).

Da derartige Angaben, wenn sie auf allgemeine Gültigkeit Anspruch machen sollen, sich nicht auf Bestimmungen an einzelnen oder einigen wenigen Tieren beschränken dürfen, umfassendere Messungen meines Wissens aber nicht angestellt sind, müssen wir von einer Erörterung der Frage nach den Beziehungen zwischen Hornhautastigmatismus und Pupillenform zunächst noch absehen.

B. Pupille.

In allen Wirbeltierklassen wird die Menge des in das Auge fallenden Lichtes innerhalb gewisser, bei verschiedenen Tierarten sehr verschieden weiter Grenzen durch Aenderung der Pupillenweite reguliert und dadurch eine physikalische Adaptation herbeigeführt, die von der physiologischen, durch Aenderung der Erregbarkeit des optischen Empfangsapparates bedingten, streng zu scheiden ist. Zweifellos ist die Regulierung der zur Netzhaut gelangenden Lichtmengen die erste und wichtigste, aber nicht die einzige Aufgabe der Iris; daneben hat sie noch die für die Schärfe der Netzhautbilder sehr wesentliche Funktion der Abblendung der Randstrahlen. Eine weitere fundamentale Bedeutung hat die Iris, wie ich in gemeinsam mit F. FISCHER angestellten Untersuchungen (1909) nachweisen konnte, im Sauropsidenauge dadurch, daß hier die akkommodativen Gestaltsveränderungen der Linse wesentlich durch Iriswirkung zustande kommen (Genaueres s. im 3. Teile). Die Iris bildet also hier, aber nur hier, einen integrierenden Bestandteil des Akkommodationsapparates. (Daß auch bei einzelnen Säugerarten Iriskontraktion die Linsenform mit zu beeinflussen vermag, habe ich für das Fischotterauge nachgewiesen [s. d.]).

Die Verengerung der Pupille auf Lichteinfall erfolgt bei Fischen und Amphibien durch direkte Reizung der Muskelfasern des Sphincter pupillae, in den anderen Wirbeltierklassen auf reflektorischem Wege durch einen Vorgang, über den ich weiter unten eingehender berichte.

ARNOLD hat (1841) auf Grund der Beobachtung, daß die Aalpupille auch am ausgeschnittenen Auge bei Belichtung enger wird, zuerst die Frage einer direkten Erregbarkeit der Irismuskulatur aufgeworfen. STEINACH (1891, vgl. p. 622) zeigte in eingehenden Untersuchungen, daß bei Fischen und Amphibien der Sphincter pupillae aus pigmentierten glatten Fasern besteht und daß die „kontrahierende Wirkung des

Lichtes, insbesondere der stärker brechbaren Strahlen, auf die ausgeschnittene Amphibien- und Fischiris auf einer Erregung beruht, welche das Licht auf die pigmentierten glatten Muskelfasern unter Vermittlung ihres Pigmentes geltend macht". Nach Magnus (1899) handelt es sich bei den fraglichen Vorgängen um einen peripheren, in der Iris selbst sich abspielenden, aber durch Nerven vermittelten Reflex, der durch Atropin aufgehoben werde, während die elektrische Erregbarkeit fortdauere. Hiergegen spricht aber die von Guth (1901, vgl. p. 622) festgestellte Fortdauer der Lichterregbarkeit nach Atropinbehandlung sowie insbesondere der Umstand, daß im enukleierten Auge die Pupillenreaktion noch fast 2 Wochen lang, also viel länger, zu beobachten ist, als periphere Reflexe an ausgeschnittenen Organen sich zu erhalten pflegen.

Steinach fand die Energie der Reaktion der isolierten und auch der vom Ciliarkörper getrennten Iris nach Dunkelaufenthalt des Tieres erhöht. Die Empfindlichkeit solcher dunkeladaptierter Regenbogenhäute stieg im Sonnenspektrum erst hinter der Linie C allmählich an und erreichte ihr Maximum bei E bis nahe an G. Magnus fand am isolierten Aalauge für die motorische Reaktion die gleiche Kurve wie für die Absorption des (bei jener Reaktion unbeteiligten) Aalsehpurpurs. Von dem bei 540—517 $\mu\mu$ gelegenen Maximum sank die Kurve langsam nach dem kurzwelligen, rascher nach dem langwelligen Ende bis D, von D bis C wieder weniger rasch. Die Reaktion werde nur durch Licht ausgelöst, das die Vorderseite der Iris trifft.

Der Grad der Pupillenverengerung auf Lichteinfall ist bei Fischen und bei Amphibien für verschiedene Arten sehr verschieden. Während die runde oder quer eiförmige Pupille zahlreicher Teleosteer auch bei starker Belichtung sich nur unbedeutend verengt, schließt sich z. B. bei manchen Haien selbst auf verhältnismäßig schwache Belichtung die hier angenähert schlitzförmige Pupille vollständig oder nahezu vollständig. (Ueber gewisse Einzelheiten s. u.)

Bei den höheren Wirbeltierklassen ist die Irismuskulatur im allgemeinen nicht pigmentiert; für die Wassersäuger gibt Pütter an, der hier sehr starke Dilatator sei pigmentiert, nicht aber der Sphinkter.

Bei Reptilien, Vögeln und Säugern stellt die Lichtreaktion der Pupille einen höchst interessanten Reflexvorgang dar. Auf die Frage nach dessen zentripetalen Bahnen, die bei Physiologen und Ophthalmologen seit langer Zeit Gegenstand eingehender Erörterungen ist, geben meine im ersten Teile mitgeteilten Versuche mehrfach neue Aufschlüsse.

Die meisten Forscher nehmen heute an, daß die durch Licht vermittelten Regungen, die zu Pupillenverengerung führen, in der Netzhaut von einer anderen Stelle ihren Ausgang nehmen, als die optischen Regungen, und daß sie dem Zentralorgan auf Bahnen zugeführt werden, die in ihrem ganzen Verlaufe von jenen für die optischen getrennt seien („Sehfasern" und „Pupillarfasern"). Demgegenüber führten mich Studien über die Physiologie und Pathologie des Pupillenspieles (1907/8) zu dem Ergebnisse, daß die motorischen Regungen von den gleichen Elementen der Netzhaut ausgehen, wie die optischen. Meine Befunde an der Vogelpupille, das Verhalten der motorischen Valenzkurven bei Belichtung mit verschiedenen Strahlen des Spektrums, der Unterschied der Kurven bei Tag- und bei Nachtvögeln, die Möglichkeit, die motorische Kurve des Nachtvogelauges durch Vorsetzen eines farbigen Glases vor letzteres jener der Tagvögel bis zu einem gewissen Grade ähnlich zu machen u. a. m., alles weist über-

einstimmend darauf hin, daß wir in den Außengliedern der Zapfen der Vögel nicht nur den optischen, sondern auch den pupillomotorischen Empfangsapparat zu sehen haben. Nachdem ich früher gezeigt hatte, daß die Tagvögel nicht nachtblind, vielmehr einer optischen Dunkeladaptation in beträchtlichem Umfange fähig sind, ergaben meine späteren Untersuchungen auch eine ausgesprochene pupillomotorische Dunkeladaptation bei diesen Vögeln.

Ferner konnte ich den auch für die allgemeine Physiologie wichtigen Nachweis führen, daß eine Regung, die unter der Wirkung des Lichtes in einem einzelnen Teile einer Neuroepithelzelle entsteht und zunächst eine mehr oder weniger große Strecke weit in einer bestimmten nervösen Bahn fortschreitet, weiterhin Regungen in zwei verschiedenen Bahnen bzw. Fasern, damit in zwei verschiedenen Zentren veranlaßt und so schließlich in zwei grundverschiedenen, aber streng gesetzmäßig voneinander abhängigen Erscheinungsformen zum Ausdrucke kommt. Ich konnte es wahrscheinlich machen, daß die dem Pupillenspiele dienenden und die zu optischen Wahrnehmungen führenden Regungen nicht, wie allgemein geglaubt wird, durchweg durch verschiedene, sondern auf mehr oder weniger weiten Strecken durch dieselbe Nervenfaser vermittelt werden. Es scheint aussichtsreich, aus solchen Gesichtspunkten die Frage nach den Bahnen des Pupillenspieles im Zentralorgan von neuem in Angriff zu nehmen.

Unter den gewöhnlichen Verhältnissen des Sehens kommt bei Sauropsiden und Säugern vorwiegend wohl nur die eben besprochene reflektorische Verengerung der Pupille in Betracht. Bei einem Teile der Wirbeltiere bleibt diese auf das belichtete Auge beschränkt („direkte" Reaktion), bei einem anderen verengt sich auf Belichtung des einen auch die Pupille des anderen Auges in angenähert gleichem Maße („konsensuelle" Reaktion). STEINACH hat (1890, vgl. p. 622) gezeigt, daß direkte (aber keine konsensuelle) Reaktion bei allen durch totale Faserkreuzung im Chiasma n. opt. ausgezeichneten Tieren besteht (Amphibien, Sauropsiden und niedere Säuger bis in die Ordnung Nager); „die einseitige direkte Pupillenreaktion erweist sich als der physiologische Ausdruck totaler Kreuzung und Trennung der beiden Pupillarreflexbahnen. Erst mit dem Auftreten von Pupillarfasern im ungekreuzten Opticusbündel (höhere Säuger) erfolgt neben der direkten auch konsensuelle Reaktion". Einseitiger Pupillarreflex kommt auch bei Tieren mit teilweise gemeinschaftlichem Gesichtsfelde vor, wie z. B. Eulen, und ist daher nicht allgemein auf Trennung der Gesichtsfelder zurückzuführen.

Die vielerörterte Frage, ob bei Sauropsiden und Säugern neben der reflektorischen auch eine direkte Wirkung des Lichtes auf die Iris nachweisbar sei, wie wir sie bei Fischen und Amphibien finden, ist erst in den letzten Jahren durch schöne Untersuchungen von HERTEL (1906) in positivem Sinne entschieden worden.

HERTEL zeigte, daß auch nach Ausschalten der oculopupillaren Reflexbahnen (z. B. Durchschneiden des Sehnerven) auf Belichtung Pupillenverengerung erfolgt. Ultraviolettes Licht ruft bei Kalt- wie bei Warmblütern diese am leichtesten hervor, die Schwellenwerte sind hier für beide Tierklassen nicht wesentlich verschieden (wenn auch für den Warmblüter im ganzen höher), violette und blaue Strahlen erfordern höhere Intensitäten, die Schwellenwerte sind hier für die Warmblüter schon be-

trächtlich höher als für die Kaltblüter; noch größer ist der Unterschied im Grün, hier tritt beim Warmblüter die direkte Reizwirkung erst bei enormer Strahlungsintensität auf. Auch im Gelb und Rot liegen die Energiewerte für den Warmblüter beträchtlich höher als für den Kaltblüter. Der geschilderte Unterschied, der z. B. auch darin zum Ausdrucke kommt, daß die Kaltblüteriris sich schon bei Gaslicht, die Warmblüteriris nur bei elektrischem Lichte verengt, findet seine Erklärung darin, daß im Kaltblüterauge das Pigment der glatten Muskeln, das beim Warmblüter fehlt, die Aufnahme der langwelligen Strahlen erleichtert.

Der Umfang der Pupillenreaktion zeigt auch bei verschiedenen Arten einer und derselben Tierklasse zum Teile beträchtliche Verschiedenheiten. Systematische Untersuchungen fehlen, so daß ich mich auf Anführung einiger Beispiele beschränke: Unter den Säugern finden wir beim Menschen und Affen — bei ersterem wenigstens in der Jugend — lebhafte Lichtreaktion von individuell verschiedenem Umfange, beim Kaninchen ist sie ziemlich gering, bei Hund und Katze etwas lebhafter. Die mit quergestreiften Muskeln versehene Vogeliris reagiert auf Licht rascher als die Säugeriris; ihren Umfang fand ich bei Hühnern relativ geringer als bei den von mir untersuchten Nachtvögeln. Bei Reptilien fand ich die Lichtreaktion der Pupille im allgemeinen weniger ausgiebig, als bei den Vögeln, bei Krokodilen ausgiebiger als bei Eidechsen, die zum Teile nur sehr schwache Verengerung bei Belichtung zeigten. Bei Schildkröten konnte ich Lichtreaktion der Pupille überhaupt nicht nachweisen.

Die Form der Pupille zeigt in den höheren Wirbeltierklassen ziemliche Einförmigkeit, die angenähert runde oder querovale Form herrscht vor (eine vertikal-ovale beschreibt Pütter für (lebende) *Otaria*; beim toten Tiere ist sie kreisrund), bei Zahnwalen wird sie durch ein in der Mitte des oberen Pupillenrandes sichtbares „Operculum“ bohnenförmig.

Die Schlitzform der Pupille einiger Raubtiere soll nach einer verbreiteten, zuerst von Wolfskehl (1882) geäußerten Meinung zur Ausschaltung eines regulären Hornhautastigmatismus von wesentlicher Bedeutung sein. Umfassendere ophthalmometrische Untersuchungen zur Stütze dieser Annahme sind mir nicht bekannt; es müßte hier der Nachweis erbracht werden, daß z. B. bei den Katzen ein regulärer Hornhaut- (bzw. Total-) Astigmatismus im allgemeinen vorhanden und größer ist, als bei verwandten Arten mit runder Pupille. Für Katzen gibt Wolfskehl solches in der Tat an.

Als Stütze für diese Auffassung von der Wirkung schlitzförmiger Pupillen werden auch die von Johnson (1909) am Seehundauge erhobenen Befunde aufgeführt: Die Pupille sei hier in Luft vertikal spaltförmig, die Refraktion betrage im senkrechten Hornhautschnitte — 4 Dioptrien, im wagerechten — 9 Dioptrien, der Astigmatismus in Luft also 5 Dioptrien. Weiterhin gibt er aber für Seehunde und Seelöwen einen Astigmatismus von 9 Dioptrien, für Wal und Delphin einen solchen von 4—4,5 Dioptrien an. In einer brieflichen Mitteilung von Beer an Pütter berichtet ersterer, er habe Johnsons Angaben bestätigen können. Nach Fortin (1908) soll beim Chamäleon die Pupille beliebige Gestalt annehmen und so der Astigmatismus ausgeglichen werden können. —

Eine andere, meines Wissens bisher nicht berücksichtigte Bedeutung der Schlitzform mancher Pupillen könnte, wie ich glaube, darin gesehen werden, daß diese Schlitzform einen wesentlich voll-

ständigeren Lichtschutz durch Verengerung ermöglicht als die runde; sehen wir doch viele schlitzförmige Pupillen bei Belichtung sich so gut wie vollständig schließen. Diese Auffassung findet eine Stütze in dem Umstande, daß wir schlitzförmigen Pupillen insbesondere bei Tieren mit vorwiegend nächtlicher Lebensweise begegnen.

Eine eigentümliche, in ihrer Bedeutung noch nicht genügend aufgeklärte Bildung ist das „Corpus nigrum" bei Pferden, das sind die dunklen, wie kleine Träubchen erscheinenden Gebilde, die in der Regel von der Mitte des oberen Irisrandes mehr oder weniger weit in die Pupille ragen. Nach einer Angabe JOHNSONS (1909) ist das Gebilde beim wilden Esel größer und dicker als beim Pferde, bei der Gazelle fand er warzenartige Körper am oberen und oft drei kleinere am gegenüberliegenden Teile des unteren Pupillenrandes; beim Kameel seien jene am oberen Pupillenrande zu einem kammartigen Gebilde ausgewachsen, dessen Zähne in entsprechende Unterbrechungen ähnlicher Gebilde am unteren Pupillenrande greifen; beim Lama fand er 11—14 solcher Fortsätze. Bei *Hyrax capensis* (Klippdachs) endlich entwickele sich dieses Corpus nigrum zu einem nach vorn und unten gerichteten fächerartigen Gebilde, welches das Auge gegen von oben kommendes Licht schützt („Umbraculum").

Unter den Reptilien zeigen Krokodil, Gecko und manche Schlangen schlitzförmige Pupillen, also auch hier Arten mit vorwiegend nächtlicher Lebensweise. Daß letzteres für die Schlitzform der Pupille nicht ausschlaggebend ist, zeigen die durchweg runden Pupillen nächtlich lebender Schildkröten. Die runden Pupillen der meisten Reptilien liegen nicht in der Hornhautmitte, sondern etwas nach vorn unten von ihr, so daß die Irisfläche hinten oben am breitesten ist. Dies hängt mit der von uns nachgewiesenen Asymmetrie des Ciliarsystems zusammen: auch dieses zeigt hinten oben die stärkste Entwicklung, an der entsprechenden Stelle ist auch der Ringwulst der der Linse am breitesten. Aehnliches läßt sich für viele Vögel nachweisen.

Unter den Amphibien zeigen manche Urodelen angenähert runde Form der Pupille, doch findet sich in ihr oft, z. B. bei einigen Salamanderarten, gerade nach unten ein mehr oder weniger deutlicher Ausschnitt. Bei Anuren begegnen wir mehrfach querovalen Pupillen, bei der Knoblauchkröte bildet sie einen vertikalen Spalt, bei der Unke ragt von der Mitte des oberen Randes eine kleine Zacke ins Gebiet der Pupille vor, im kontrahierten Zustande bekommt letztere dadurch herzähnliche Gestalt, während sie in Ruhe stumpf dreieckig erscheint.

Größere Mannigfaltigkeit der Pupillenform zeigen die Fische, wenngleich wir auch hier der runden oder quer eiförmigen Pupille am häufigsten begegnen. Bei der Mehrzahl der Teleosteer zeigt sich die eigentümliche Erscheinung, daß die Iris die Linse nicht, wie sonst in der Wirbeltierreihe, vollständig deckt, vielmehr vielfach in einem sich vorwiegend nach vorn (= nasalwärts) erstreckenden Fortsatze der Pupille der vordere Linsenrand und ein nach vorn von ihm gelegener mehr oder weniger großer „aphakischer" (linsenloser) Raum sichtbar wird (vgl. Tafel III, Fig. 1). Bei einigen wenigen Arten findet man außer dem nasalen noch einen (schmäleren) temporalen aphakischen Raum; bei *Mugil brasiliensis* ist nach PÜTTER ein solcher nach oben vorhanden. Bei anderen Wirbeltierklassen ist bisher nur für die

grüne Ceylon-Baumschlange (*Dryophis micterizans*) ein nasal gelegener aphakischer Raum von Beer nachgewiesen. Er ist wohl im Rechte mit der Annahme, daß dieser nasale aphakische Raum der Erweiterung des Gesichtsfeldes in der Richtung nach vorn dient: durch die Ausbuchtung des vorderen Irisrandes kann ein größerer Teil der von vorn kommenden Strahlen durch die Linse zur Netzhaut gelangen, als bei unmittelbarer Berührung zwischen Iris und Linse möglich wäre.

Pütter (1908) glaubte, in den aphakischen Räumen eine „Einrichtung zur Nebenbelichtung" sehen zu können, durch die das Innere des Bulbus diffus erleuchtet werde. Demgegenüber zeigte ich (1911), daß die Zerstreuung des Lichtes, das an der Linse vorbei zur Netzhaut gelangt, verschwindend gering ist gegenüber jener des durch die Linse tretenden Lichtes, wodurch die fragliche Hypothese sich schon erledigt. Ich wies ferner darauf hin, daß die supponierte Nebenbelichtung für das Sehen nur nachteilig sein könnte; aber selbst wenn eine solche Lichtzerstreuung optische Vorteile hätte, wie Pütter annahm, wären die aphakischen Räume die ungeeigneteste Einrichtung, eine solche herbeizuführen.

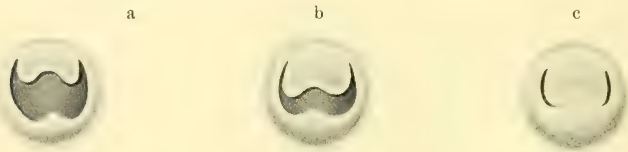


Fig. 16.

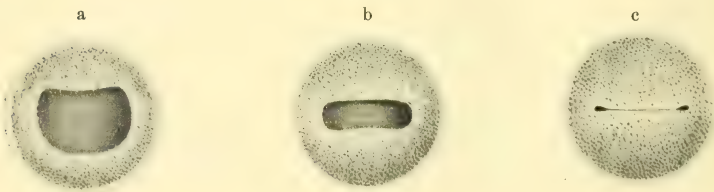


Fig. 17.

Fig. 16 u. 17. Pupillen von *Sepia* (oben) bzw. *Octopus* in verschiedenen Stadien der Verengerung (s. Text).

Eine Eigentümlichkeit, der wir unter den Fischen z. B. bei *Scyllium*, unter den Kopffüßern z. B. bei *Octopus*, *Eledone*, *Sepia* begegnen, besteht darin, daß bei Lichteinfall sich zunächst die mittleren Teile der im Dunkeln mehr oder weniger ovalen bzw. unregelmäßig hufeisenförmigen Pupille schließen, so daß in einem gewissen Stadium der Verengerung zwei gesonderte Pupillen entstehen. In Fig. 16 und 17 zeigt a eine durch Nikotin künstlich erweiterte, b eine Pupille bei mäßiger, c eine solche bei etwas stärkerer Belichtung für *Sepia* und *Octopus*; bei noch stärkerer Belichtung kommt es zu anscheinend völligem Verschlusse.

Bei den Sepien bildet die obere Hälfte der Iris eine Art Vorhang mit zwei seitlich etwas herabhängenden Zipfeln, die untere Hälfte

zeigt angenähert horizontale Begrenzung nach oben und nur der Mitte zwischen beiden Zipfeln entsprechend einen feinen, nach oben gerichteten Vorsprung. Verengt sich die Pupille, so bildet dieser Sporn mit jenen beiden Zipfeln einen angenähert völligen Verschluß der mittleren Pupillenpartien, während vorn und hinten wieder eine Oeffnung bleibt, die hier die Form eines feinen vertikalen Spaltes hat; auch dieser kann bei stärkerer Belichtung anscheinend vollständig geschlossen werden.

In diesem eigentümlichen Mechanismus, der bei Belichtung zur Bildung zweier gesonderter, nach vorn und nach hinten gerichteter Pupillen führt, dürfen wir wohl eine Anpassung an die Lebensgewohnheiten der betreffenden Cephalopodenarten sehen: Da die Mehrzahl derselben bekanntlich rasch nach rückwärts zu schwimmen pflegt, liegt für sie die Notwendigkeit vor, auch nach rückwärts deutlich zu sehen. In der Tat sieht man z. B. die in Schauaquarien lebhaft rückwärts schwimmenden *Loligo* wohl gegen die durchsichtigen Glaswände, nicht aber gegen die übrigen, durch Felsen gebildeten Wände ihres Behälters anstoßen. Zum Verfolgen des Gegners und zum Fassen der Beute aber ist scharfes Sehen nach vorn erforderlich.

Im dunkeladaptierten Cephalopodenauge rufen schon geringe Lichtreize starke Verengerung der Pupille hervor, die Bildung jener beiden kleinen Pupillen bietet also jetzt den großen Vorteil, daß ein Sehen nach vorn und hinten immer noch möglich bleibt, auch wenn der größte Teil der Pupille schon geschlossen ist. Andererseits werfen diese Eigentümlichkeiten neues Licht auf die von mir beschriebene Anordnung der nervösen Netzhautelemente, speziell des quer durch die Netzhaut ziehenden Streifs des deutlichsten Sehens (s. d.).

Auch beim *Scyllium*-Auge, dessen Pupillen sich schon in mäßig starkem Lichte nahezu vollständig schließen, bleibt zunächst noch vorn und hinten je eine kleine Oeffnung, und es ist von Interesse, daß ich auch hier einen feinen, angenähert wagerecht durch die ganze Netzhaut ziehenden Streif des deutlichsten Sehens nachweisen konnte. Entsprechend diesem Netzhautstreifen sieht man in dem dahinter gelegenen Aderhautgewebe ein starkes Gefäß, dessen Verlauf sogar am uneröffneten Auge an einer leistenartigen Vorbuchtung der Sclera kenntlich ist.

Endlich finden wir bei manchen Fischen eine eigentümliche Pupillenform, die wesentlich dadurch gekennzeichnet ist, daß die obere Irishälfte eine Anzahl ziemlich tiefer Einschnitte besitzt; dadurch entstehen bei einem gewissen Grade der Verengerung mehrere nebeneinander gelegene Einzelpupillen. Fig. 18 zeigt dieses sogenannte Operculum beim Rochen (*Raja clavata*); analogen Bildungen begegnen wir bei Pleuronektiden, bei *Uranoscopus* ist ähnliches wenigstens angedeutet. Das Operculum dient offenbar wesentlich zum Schutze gegen von oben kommendes Licht, ähnlich wie das „Umbraculum“ bei *Hyrax* (s. o.).

Unter den Wirbellosen ist ein Pupillenspiel nur bei Cephalopoden nachgewiesen. Magnus hat (1902) in einer schönen Untersuchung gezeigt, daß es sich auch hier um einen hochentwickelten, nur durch optische Reize ausgelösten Reflexvorgang handelt. Die Reaktion ist auf das belichtete Auge beschränkt, die zentripetalen Regungen werden durch den Opticus zum Reflexzentrum der be-



Fig. 18. Vordere Hälfte des Auges von *Raja clavata*, von rückwärts gesehen.

treffenden Seite in den Zentralganglien geleitet; durch Reizung des zentralen Opticusendes kann man auf reflektorischem Wege Erweiterung und Verengerung der Pupillen erhalten. Mit den motorischen Fasern verlaufen auch Nerven zur Braunfärbung bzw. Entfärbung der Iris. Dem Pupillenspiele stehen zwei Sphincteren und ein Dilatator vor. (Ueber die Beziehungen zwischen Pupillenspiel bei Cephalopoden und Farbe des Reizlichtes vgl. p. 677.)

C. Tapetum.

Bei Fischen, Reptilien und Säugern begegnen wir bei mehreren Arten der merkwürdigen Einrichtung, daß hinter der Netzhaut an Stelle der hier sonst vorhandenen, gleichmäßig schwarzen, lichtabsorbierenden Schicht sich in mehr oder weniger großer Ausdehnung, vorwiegend in der oberen Netzhauthälfte oder, seltener, über den ganzen Hintergrund sich erstreckend, eine hellglänzende, meist rötliche, gelbliche oder blaugrüne Partie findet, die als Tapetum bezeichnet wird. (Für *Scyllium* und *Chimaera* gibt Franz „eine Bevorzugung des horizontalen Meridians durch starke Entwicklung des Tapetum" an.)

Nach dem topographischen und anatomischen Befunde unterscheidet man ein Tapetum retinale und Tapetum chorioideale. Ersterem begegnen wir bei einer Reihe von Teleosteern (*Abramis brama*, *Acerina cernua*, *Alburnus bipunctatus*, *Blicca björkna*, *Bliccopsis abramorutilus*, *Evermanella atrata*), unter den Reptilien beim Krokodil. Es ist gekennzeichnet durch das Auftreten kleinster Kristalle aus Guaninkalk (Kühne) im Netzhautepithel.

Das Tapetum chorioideale findet sich bei allen Selachiern und bei zahlreichen Säugern.

Für das Selachiertapetum gibt Franz (1905) folgendes an: „Vor dem Tapetum lucidum liegt entweder eine Choriocapillaris oder kleinere Gefäße dringen von der Vasculosa der Chorioidea durch das Tapetum bis an dessen innere Fläche; das Außenblatt der Netzhaut ist stets ein einschichtiges unpigmentiertes Epithel. Das Tapetum lucidum besteht aus Kristalle enthaltenden Zellen, zwischen denen die Fortsätze einer dahinter liegenden Schicht von Pigmentzellen liegen."

Berger schilderte (1883) das Tapetum cellulosum der Selachier als aus platten Zellen bestehend, die vollkommen mit nadelförmigen Kristallen von Guaninkalk erfüllt seien. Bei *Squatina angelus* hätten die Kristalle nicht Nadelform, sondern seien platte, meist längliche Gebilde mit 6—8 Kanten in der Flächenansicht.

Unter den Vögeln hatten Schröder van der Kolk und Vrolick ein

Tapetum für den Strauß beschrieben. SATTLER (1876) bezeichnet diese Angabe als schon deshalb unwahrscheinlich, weil hier die ganze Innenfläche der Aderhaut von einem intensiv schwarzbraunen Pigmentepithel überzogen sei. Die nach Entfernung des letzteren sichtbaren Schillerfarben erklärt er durch Interferenzerscheinungen an der hier ungewöhnlich dicken Glashaut. Eine daneben sichtbare, gleichmäßige, meergrüne oder blaue Farbe sei „nach dem Prinzip trüber Medien vor einem dunklen Hintergrund" zu erklären.

Das Säugertapetum wurde zuerst von BRÜCKE (1845) genauer untersucht. Er fand zwei wesentlich verschiedene Arten, ein aus feinen Fasern bestehendes (schon von ESCHRICHT beschriebenes) T. fibrosum bei Wiederkäuern, dem Pferde, Elefanten u. a., und ein aus glatten, mehrschichtigen, angenähert sechseckigen Zellen gebildetes T. cellulosum bei Raubtieren. M. SCHULTZE untersuchte (1871) letzteres genauer und fand die Zellsubstanz „ganz und gar aus äußerst feinen, kurzen, spießigen Kristallen bestehend, in deren Mitte der Kern persistiert". Sie bestehen „wahrscheinlich aus einer organischen Substanz, welche aber kein Eiweißstoff gewöhnlicher Art sein kann". Die Farben des Tapetum sind auch nach ihm bei beiden Arten von Tapetum Interferenzfarben, die beim T. cellulosum durch jene feinsten Kristalle, beim T. fibrosum durch die Tapetalfasern selbst hervorgerufen werden.

Demgegenüber schreibt PÜTTER (1908): „Es sind nicht Interferenzfarben durch Reflexion des Lichtes an dünnen Schichten erzeugt, dazu sind die Zellschichten bzw. Faserzelllagen viel zu dick, sondern sie beruhen überall auf der Anwesenheit doppelbrechender Mikrokristalle, die in den Zellen liegen. Unter Einwirkung von Salzsäure lösen sie sich mit Gasentwicklung (CO_2), die Farbe wird sogleich zerstört, während Verquellen und Faulen der Zellen die Farben nicht zum Verschwinden bringt."

PÜTTERS Angabe, daß die Kristalle sich bei Einwirkung von Salzsäure unter Bildung von CO_2 lösen, also wohl Kalksalze sein müßten, ist irrig. Schon SCHULTZE betonte ausdrücklich, daß die von ihm im Tapetum cellulosum gefundenen Kristalle in Salzsäure unlöslich sind. Ich fand (1911) Rindertapeta selbst nach tagelanger Behandlung mit 10-proz. HCl nicht viel anders aussehend als frische. Die Angabe, daß Kalksalze im Säugertapetum eine Rolle spielen, hatte schon HASSENSTEIN (1836) gemacht, BRÜCKE aber (1845) demgegenüber darauf hingewiesen, daß solche sich im allgemeinen nicht im Tapetum finden und jedenfalls nicht seinen Glanz bedingen können.

Ich selbst wurde durch systematische Untersuchung zahlreicher Tapeta zu dem Ergebnisse geführt, daß die Farbe des Rindertapetum eine Interferenzfarbe ist, die nicht durch kalkartige bzw. in Salzsäure unter CO_2-Bildung lösliche Kristalle hervorgerufen sein kann; ein Nachweis von Kristallen in den Fasern ist mir nicht möglich gewesen.

Auch PÜTTERS Angabe, die Faserzelllagen des Tapetum cellulosum seien zu dick zur Erzeugung von Interferenzfarben, konnte ich nicht bestätigen. Ich verglich an mit dem Gefriermikrotom hergestellten Schnitten frischer Tapeta die Faserbreite mit den Abständen eines THORPschen in Glas geritzten Gitters, dessen Striche etwa 0,00185 mm voneinander entfernt waren und das bei passender Stellung zum Lichte schöne Interferenzfarben zeigte. Dem gegenseitigen Abstande zweier Gitterstriche entsprachen bei meinen Versuchen mindestens 3—4 oder mehr Tapetumfasern. Somit sind diese letzteren durchaus fein genug zur Erzeugung von Interferenzfarben.

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß die Bedeutung des Tapetum auf einer besseren Ausnützung geringer Lichtmengen infolge von Reflexion der Strahlen beruht. Dafür spricht u. a. auch, daß es sich vorwiegend in der oberen, also im allgemeinen nicht von direktem Himmelslichte getroffenen Netzhauthälfte findet. Wir begegnen ihm häufig bei Tieren mit nächtlicher Lebensweise, doch ist es nicht auf Nachttiere beschränkt und findet sich auch nicht bei allen nächtlich lebenden Tieren; Schildkröten z. B., die in ihrer Netzhaut nur Zapfen führen, aber zum Teile vorwiegend Nachttiere sind, haben kein Tapetum, wohl aber verschiedene Saurier mit stäbchenreicher Netzhaut, z. B. Krokodile. Den nächtlich lebenden Vögeln fehlt es.

Wir verdanken A. BRAUER (1908) den für die Frage nach der Funktion des Tapetum bedeutsamen Nachweis, daß ein solches unter den Fischen bei keiner Tiefseeform, sondern wesentlich nur bei solchen Arten auftritt, die auch in belichtete Regionen aufsteigen. „Bei keinem einzigen Grundfisch habe ich es gefunden und ebenso fehlt es den meisten pelagischen Formen, von denen ein dauerndes Tiefseeleben angenommen werden kann, besonders denjenigen, die durch eine weitgehende Umbildung des Auges eine Anpassung an die Tiefsee zeigen, wie die Teleskopfische."

BRAUER fand ein Tapetum u. a. bei *Myctophum*, einer Form, die nachts in die höheren Meeresschichten aufsteigt, und vermutet auch für andere damit ausgerüstete Arten, daß sie nicht eigentliche Tiefseefische sind. Für den mit einem chorioidealen Tapetum versehenen *Pomatomus telescopium*, der als Tiefseefisch angeführt zu werden pflegt, gibt BRAUER (nach GÜNTHER) an, daß er zwischen 150 und 360 m lebe. Auch einige Selachier, wie *Chimaera* und *Laemargus*, leben nach BRAUER nicht ausschließlich in der Tiefe, sondern kommen noch in wenn auch schwach belichteten Zonen vor. (FRANZ dagegen schreibt [1905]: „daß namentlich die in großen Tiefen lebenden Selachier ein sehr stark glänzendes Tapetum haben, wird sehr wahrscheinlich, da dasselbe bei Teleosteern, die in großen Tiefen leben, beobachtet ist.")

BRAUER weist auch auf die interessante Tatsache hin, daß die einzige Tiefseekrabbe, bei der DOFLEIN ein Tapetum fand, aus einer Tiefe von 296 m kam. CHUN dagegen fand bei Tiefseedekapoden häufig, wie es scheint auch bei Grundformen, ein Tapetum, faßt dieses aber als „ein Erbteil mancher an der Oberfläche eine nächtliche Lebensweise führenden Kruster" auf.

Schon HELMHOLTZ hatte in der ersten Auflage seiner physiologischen Optik gezeigt, daß der Teil des Lichtes, der im Menschenauge durch die Stäbchen bis zum Pigmentepithel bzw. zur Aderhaut gelangt und hier diffus zurückgeworfen wird, „wieder hauptsächlich durch dasselbe Körperchen wird zurückkehren müssen". Im Hinblicke auf die mit Tapetum versehenen Augen fügt er hinzu: „diese Funktion der Körperchen (sc. Netzhautstäbchen) scheint namentlich denjenigen Tieren, welche statt der Schicht schwarzer Pigmentzellen auf der Aderhaut eine stark reflektierende Fläche (Tapetum) haben, von Wichtigkeit zu sein. Einmal wird dadurch bewirkt, daß das Licht die empfindenden Netzhautelemente, welche es beim Einfalle getroffen hatte, bei seiner Rückkehr noch einmal trifft und erregt. Zweitens kann es rückkehrend nur dieselben, oder höchstens teilweise die nächsten Netzhautelemente treffen und sich nur zu einem kleinen Teile im Auge diffus zerstreuen, was die Genauigkeit des Sehens erheblich beeinträchtigen würde." Im wesentlichen ähnlich hatte sich früher auch BRÜCKE geäußert.

PÜTTER hat kürzlich (1908) die Annahme geäußert, das Tapetum bewirke eine „Nebenbelichtung, die diffus, durch zerstreutes Licht das ganze Sehepithel, ja das ganze Innere des Auges mit mattem Licht erhellt"; dieses Nebenlicht soll als Kontrastapparat sowie auch dadurch wirken, daß die Nebenreize eine Erregbarkeitssteigerung herbeiführen. Eine genauere Analyse, die ich an anderer Stelle (1911) gegeben habe, zeigt die Irrigkeit der PÜTTERschen Auffassung schon vom physikalischen Standpunkte.

FRANZ meint bei Besprechung des Selachierauges, „daß das Tapetum die Aufgabe zu haben scheint, die beim Sehen bei schwachen Beleuchtungen störenden entoptischen Erscheinungen unter die Reizschwelle zu bringen".

Für das Verständnis der Funktion kann vielleicht auch der von mir (1911) erbrachte Nachweis der Fluoreszenz des Säugertapetums von Interesse sein. Von verschiedenen Methoden, diese nachzuweisen, sei hier nur eine besonders einfache angeführt: Läßt man die hintere Hälfte eines Auges mit Tapetum (z. B. vom Rind) nach Entfernung der Netzhaut trocknen, so wird das Tapetum so schwarz wie die übrige Aderhaut und ist bei gewöhnlicher Belichtung von dieser nicht zu unterscheiden. Bringt man ein solches Präparat z. B. in das ultraviolettreiche Licht einer mit Blauuviolglas (s. p. 653) versehenen Bogenlampe, so erscheinen die dem Tapetum entsprechenden Teile der schwarzen Oberfläche in ziemlich lebhaftem graugrünem Fluoreszenzlichte, die Grenze gegen die dunklen Partien ist leicht sichtbar. Bei Ausschalten der ultravioletten Strahlen durch Vorhalten einer Schwerstflintglasplatte schwindet das grüne Fluoreszenzlicht so gut wie vollständig.

Ob bzw. in welchem Umfange diese Tapetumfluoreszenz physiologisch mit wirksam ist oder ob sie nur eine zufällige Begleiterscheinung darstellt, läßt sich noch nicht sicher entscheiden. Jedenfalls ist bemerkenswert, daß die Erscheinung in angenähert gleicher Weise bei beiden in ihrer Struktur so verschiedenen Arten von Tapetum (cellulosum und fibrosum) auftritt und daß die in Betracht kommenden kurzwelligen Strahlen, die für das Säugerauge nur relativ geringen Helligkeitswert haben, durch diese Fluoreszenz in vorwiegend grünes Licht verwandelt werden, das bekanntlich für das dunkeladaptierte Auge verhältnismäßig hohen Helligkeitswert besitzt.

Es ist die Meinung vertreten worden, die Netzhaut sei nur durch Licht erregbar, das von der Glaskörperseite kommt, nicht aber durch solches, das sie in entgegengesetzter Richtung trifft; die (auf anderem Wege von STEINACH erwiesene) Irrigkeit dieser Meinung ergibt sich leicht auch aus der Betrachtung solcher Tapetumaugen: Wäre die Netzhaut nur durch von vorn kommendes Licht erregbar, so könnte das Tapetum keinerlei optischen Einfluß auf die Netzhautteile haben, hinter welchen es gelegen ist, und hätte daher nur die eine Wirkung, die Sehelemente der unteren Netzhauthälfte, die ohnehin schon durch das unter gewöhnlichen Bedingungen viel stärkere von oben kommende Licht getroffen wird, noch stärker zu belichten und somit den Belichtungsunterschied zwischen oberer und unterer Netzhauthälfte noch größer zu machen als er ohnehin schon ist; es würde dann also eine höchst unzweckmäßige Einrichtung darstellen.

D. Sehpurpur.

Die Besprechung der allgemeinen chemischen Eigenschaften des Sehpurpurs gehört nicht an diese Stelle; dagegen mögen die für die

vergleichende Physiologie des Gesichtssinnes wichtigsten Tatsachen über sein Vorkommen und gewisse Verschiedenheiten seines Verhaltens bei verschiedenen Tierarten hier Platz finden.

Wir wissen seit Kühne (1877), daß nachweisliche Mengen von Sehpurpur nur in den Stäbchen der Wirbeltiernetzhaut vorkommen; in den Zapfen ist der Nachweis von Purpur bisher nicht gelungen; Hering hat darauf hingewiesen, daß daraus noch nicht unbedingt auf Fehlen desselben in den Zapfen geschlossen werden darf, denn schon bei mäßiger Verdünnung wird der Nachweis von Sehpurpur mit unseren heutigen Methoden unmöglich. Die Frage, ob er in den Zapfen fehlt oder hier nur in größerer Verdünnung vorkommt als in den Stäbchen, ist also noch zu entscheiden.

In fast allen Stäbchen führenden Wirbeltiernetzhäuten ist Sehpurpur nachgewiesen. Die Angabe Kühnes, daß er in einzelnen stäbchenreichen Netzhäuten, z. B. bei der Fledermaus (*Rhinolophus hipposiderus*), fehle, haben neuere Untersuchungen von Trendelenburg (1904) als irrig erwiesen.

Die Frage nach dem Vorkommen von Sehpurpur in der Netzhaut von Huhn und Taube wurde zuerst von Kühne dahin beantwortet, daß sich hier keine nachweisbaren Mengen von Purpur finden. Er schreibt unter anderem: „Allem Anscheine nach tritt im Vogelauge der Purpur um so mehr zurück, je reicher die Retina an sonstigen beständigen Absorptionsmitteln für farbige Lichter ist, am wenigsten bei Nacht- und Raubvögeln, gänzlich bei der Taube und beim Huhn“. Andere Forscher kamen nicht zu gleichen Ergebnissen. So behaupteten Boll und Angelucci das Vorkommen von Sehpurpur im Taubenauge und van Genderen Stort (1884) gab an, das Stäbchenaußenglied nehme im Dunkeln eine purpurrote Färbung an, die bei den mit $3^1/_2$-proz. Salpetersäure behandelten Präparaten in Gelb übergehe.

Da die Untersuchung auf Vorhandensein von Purpur in den Vogelaugen durch die fixen gelben und roten Farbstoffe der Oelkugeln beträchtlich erschwert wird, habe ich (1907, vgl. p. 623) im Hinblicke auf die Wichtigkeit der Frage für die uns beschäftigenden Probleme diese von neuem in Angriff genommen, indem ich die Farbstoffe der Oelkugeln durch Lösung in solchen Mitteln entfernte, die den Sehpurpur nicht angreifen, z. B. Benzol, Petroläther u. a.: Wird die getrocknete Dunkelnetzhaut eines Huhnes für einige Stunden in Benzol gebracht, so ist der Farbstoff der Oelkugeln ziemlich vollständig entfernt und die Beobachtung auf etwaige Purpurfärbung und deren Aenderung im Lichte weniger schwierig. (Purpurhaltige Dunkelnetzhäute, z. B. vom Frosch oder Rind, behalten, im Dunkeln in Benzol gelegt, tagelang ihre rote Farbe unverändert.) Ich konnte so in der Regel bei Hühnern und Tauben keine, in einzelnen Fällen eine äußerst schwache rötliche Färbung nachweisen. Nach meinen zahlreichen Beobachtungen sind in den Netzhäuten von Hühnern und Tauben höchstens Spuren von Sehpurpur nachweisbar, jedenfalls sind diese verschwindend klein gegenüber den Sehpurpurmengen beim Menschen, Rind, Frosch usw.

Andere Tagvogelnetzhäute zeigen etwas anderes Verhalten; so fand ich an der Dunkelnetzhaut des Turmfalken deutliche, wenn auch nicht sehr starke Purpurfärbung, die im Lichte rasch in blasses Gelb überging. Die Netzhaut eines Bussard, den ich nach $1^1/_2$-stündigem Aufenthalt am Sonnenlichte 30 Minuten dunkel gehalten

hatte und dann auf einer Seite enukleierte, zeigte insbesondere in ihren mittleren Partien einen schwachen rötlichen Schimmer. Das zweite Auge des Tieres wurde nach $^3/_4$ Stunden Dunkelaufenthalt enukleiert, die rötliche Farbe der mittleren Netzhautteile war hier etwas deutlicher ausgesprochen. Auch bei Gans und Ente fand ich die Netzhaut nach Entfernen der lichtbeständigen Farbstoffe zum großen Teile noch deutlich rot, die Farbe blich im Lichte allmählich aus. (Ueber weitere Einzelheiten siehe meine Abhandlung.)

Unter den Reptilien zeigen die stäbchenreichen Netzhäute der Krokodile etc. ansehnlichen Purpurreichtum. Das Verhalten der Schildkrötennetzhaut hat für uns schon wegen der von mir hier nachgewiesenen umfangreichen Dunkeladaptation besonderes Interesse. Die Angaben aller bisherigen Untersucher lauten übereinstimmend dahin, daß Sehpurpur in der Schildkrötennetzhaut nicht in nachweisbarer Menge vorkommt: Köttgen und Abelsdorff (1895) versuchten ohne Erfolg aus 16 Netzhäuten von *Emys europaea*, Garten (1908) aus den Netzhäuten von 10 Schildkröten (die Art ist nicht angegeben) Sehpurpurlösung zu gewinnen. Krause (1892) konnte in der Netzhaut einer 8 Tage dunkel gehaltenen *Testudo graeca* keinen Purpur nachweisen.

Mit diesen Befunden steht in Einklang, daß nach sämtlichen bisherigen Untersuchungen die Schildkröte eine von Stäbchen völlig freie, reine „Zapfennetzhaut" besitzt. (Ich habe die hierauf bezüglichen Literaturangaben von Schultze, Heinemann, Krause, Greeff und Pütter bei anderer Gelegenheit [1910, vgl. p. 623] ausführlich wiedergegeben.)

Der Sehpurpur zeigt nicht bei allen Wirbeltieren genau gleiches Verhalten; nach Köttgen und Abelsdorff (1895) kommen 2 Arten von Purpur vor, die eine bei den Säugern, Vögeln und Amphibien, die andere bei Fischen; erstere zeigt das Maximum der Absorption bei 500 $\mu\mu$, letztere bei 540 $\mu\mu$; der Purpur erscheint also hier etwas mehr violett als jener der übrigen Wirbeltiere. Der menschliche Sehpurpur unterscheidet sich nicht von jenem der übrigen Säuger. Abelsdorff konnte bei verschiedenen Fischen (*Abramis brama*, *Acerina cernua*, *Lucioperca sandra*) auf deren weißlichem Retinaltapetum zum ersten Male im lebenden Auge den Purpur wahrnehmen und sein Ausbleichen unter der Wirkung des Lichtes mit dem Augenspiegel verfolgen. Ein gleiches gelang ihm unter den Reptilien beim Krokodil.

Die in den letzten Jahren viel erörterte Frage nach der Art des Ausbleichens im Lichte und nach dem Auftreten von Sehgelb dabei ist durch sorgfältige Untersuchungen Gartens (1906) dahin entschieden, daß in der aus dem Auge entfernten purpurhaltigen Netzhaut unter der Wirkung des Lichtes unter allen Umständen sich Sehgelb bildet. Ein gleiches konnte auch am lebenden Auge nachgewiesen werden, „doch dürfte bei gewöhnlichen Belichtungsverhältnissen die vorhandene Sehgelbmenge sehr gering sein infolge der sich fortwährend vollziehenden Regeneration des entstandenen Sehgelbs zu Purpur". Die widersprechenden Angaben verschiedener Forscher sind nach Garten wesentlich aus der von ihm gefundenen Tatsache zu erklären, daß aus dem Sehgelb sich wieder frischer Sehpurpur bildet: „Läßt man durch langsame Bleichung dem jeweils gebildeten Sehgelb Zeit zur Regeneration, so erhält man rosa Farbentöne, bleicht man sehr schnell, so resultiert ein mehr oder weniger sattes Gelb."

Bis vor kurzem war allgemein angenommen worden, daß „bei allen Wirbellosen der Purpur fehlt" (Greeff, 1900, vgl. p. 622). Diesen An-

gaben gegenüber konnte ich (1902) bei Cephalopoden das Vorhandensein eines dem Wirbeltierpurpur offenbar sehr nahestehenden, hochgradig lichtempfindlichen roten Farbstoffes nachweisen. Eine Rotfärbung der Netzhautstäbchen der Cephalopoden war von Krohn (1839), Hensen und M. Schultze zwar gesehen, aber nicht als lichtempfindlich erkannt worden. Eine genauere Untersuchung der Cephalopodennetzhaut, die nach der Entdeckung des Wirbeltiersehpurpurs auf Kühnes Anregung von Krukenberg (1882) vorgenommen wurde, hatte negatives Ergebnis; er schreibt: „Der Stäbchenpurpur (sc. der Cephalopoden) ist nicht nur sehr resistent dem Lichte gegenüber..., sondern er erträgt auch eine ziemlich hohe Temperatur.“

Meine Untersuchungen zeigen demgegenüber, daß der fragliche rote Farbstoff bei Cephalopoden nicht nur durch Licht und durch Wärme in ähnlicher Weise wie der Wirbeltierpurpur zersört wird, sondern daß er diesem offenbar auch in anderen Beziehungen sich sehr ähnlich verhält.

Es mögen an dieser Stelle auch die anderen bisher vorliegenden Angaben über das Vorkommen von Sehpurpur bei Wirbellosen Platz finden.

Für Pekten Jacobaeus erwähnte Hensen (1878), er habe die Stäbchen gefärbt gefunden: „die Färbung war chamois, aber, wenn ich mich recht erinnere, auch bisweilen rötlich, ging aber auffallend rasch verloren; da Bolls Untersuchungen noch nicht bekannt waren, bezog ich das Ausbleichen auf Veränderungen durch die Einflüsse der Präparation und wurde dadurch abgehalten, den Gegenstand weiter zu verfolgen“. Im Hinblicke hierauf habe ich 30—40 Pektenaugen sorgfältig auf Purpur untersucht. In den meisten Augen fand ich die Netzhaut farblos, zuweilen in dickeren Schichten schwach gelblich; diese Färbung änderte sich bei Belichtung nicht. In den Hüllen des Auges fand ich stets neben dem dunkel braungelben noch ein schön zinnoberrotes Pigment, das aber sehr lichtbeständig war und gleichfalls nichts mit Sehpurpur zu tun hatte.

Hesse gab (1896, vgl. p. 714) für *Planaria torva* folgendes an: „Wenn man ein frisches Auge von *Planaria torva* zerzupft und unter dem Deckgläschen zerdrückt, so beobachtet man eine merkwürdige Erscheinung. Man sieht nämlich den im Pigmentbecher geborgenen Teil der Sehzellen deutlich rötlich gefärbt. In günstigen Fällen läßt sich nachweisen, daß dies Rot auf den Stiftchensaum beschränkt ist. Läßt man das Objekt länger unter dem Mikroskop liegen, so verschwindet die Farbe nach und nach. Es liegt die Vermutung nahe, daß wir hier einen Stoff vor uns haben, der dem Sehpurpur der Wirbeltieraugen entspricht“. Auch bei *Planaria gonocephala* und bei *Dendrocoelum lacteum* sah er eine rote Färbung (die für *Dendrocoelum* Leydig (1864), für *Geodesmus* Metschnikoff zuerst beschrieben hatte). An einer späteren Stelle der gleichen Arbeit gibt aber Hesse an: „Meine Versuche, einen Einfluß der Belichtung und Verdunklung auf die rote Färbung bei *Planaria torva* nachzuweisen, ... mißglückten“, dagegen fand er bei *Polystomum integerrimum*, in dessen frischen Augen „ein schön blauer Fleck, rings umgeben von einem roten Rande“ sichtbar ist, wenn die Würmer 4 Stunden der Wirkung des diffusen Tageslichtes ausgesetzt gewesen waren, „die Farben (auch das Blau) bedeutend matter, wenn sie auch nicht ganz verblaßt waren“. Hesse meint, jene rote Färbung scheine für die Lichtwahrnehmung nicht

ohne Bedeutung, fügt aber hinzu: „leider erstrecken sich meine Untersuchungen darüber auf noch zu wenige Fälle, als daß ich schon allgemeinere Angaben machen könnte“.

Da auch der Farbstoff, den v. Uexküll (1896, vgl. p. 714) bei seinen interessanten Untersuchungen über den Schatten als Reiz für *Centrostephanus longispinus* aus der Schale des Seeigels *Sphaerechinus* darstellte, irrigerweise als Sehpurpur bezeichnet und als solcher in der Literatur aufgeführt wird, seien hier v. Uexkülls eigene Worte wiedergegeben: „Mit dem Sehpurpur unseres Auges hat der Seeigelpurpur nichts gemein“. Dies geht schon aus seinen durchaus verschiedenen chemischen Eigenschaften hervor: v. Uexküll erhielt den Farbstoff, indem er eine *Sphaerechinus*-Schale mit absolutem Alkohol auszog, — der menschliche Sehpurpur wird durch solchen sofort zerstört. Bei Säurezusatz schlägt der Seeigelpurpur ins Ziegelrote um, bei alkalischer Reaktion wird er schwärzlich, neutralisiert erhält er wieder seine alte Purpurfarbe und ist lichtempfindlich wie vorher. Die Lichtempfindlichkeit dieses roten Seeigelfarbstoffes ist auch viel geringer als jene des Wirbeltierpurpurs: Im diffusen Tageslichte kann die Zersetzung des Seeigelrot Stunden in Anspruch nehmen; selbst in der Mittagssonne eines neapolitanischen Julitages war eine weinrote Lösung des Farbstoffes nach 2 Minuten Besonnung erst hell weinrot, nach 4 Minuten rosa, leicht gelblich; der Wirbeltiersehpurpur wird durch solche Besonnung in Sekunden ausgebleicht.

Wir werden bei Besprechung des Facettenauges das Phänomen der rot leuchtenden Pupille kennen lernen (s. p. 766), die bei Belichtung weißlich und kleiner wird und dann allmählich verschwindet. Exner gibt an, er sei nicht imstande, das Verblassen des Augenleuchtens bei Tagschmetterlingen zu erklären, da er ein Schwinden des roten Farbstoffes in den Sehstäben nicht wahrnehmen konnte: die roten, fadenartigen Gebilde der Sehstäbe zeigten auch nach $^1/_4$ Stunde Besonnung keine Aenderung in der Intensität der Farbe. Demoll (1909) vermutet, daß die fraglichen ophthalmoskopischen Erscheinungen auf dem Vorhandensein eines lichtempfindlichen roten Farbstoffes beruhen und suchte diesen an Präparaten nachzuweisen, die er bei sehr schwachem roten Lichte herstellte und dann plötzlich belichtete: „Hierbei glaube ich zweimal deutlich ein Ausbleichen beobachtet zu haben.“ Er schließt aus seinen Versuchen, „daß in dem Facettenauge der untersuchten Schmetterlinge eine lichtzersetzliche Substanz vorhanden ist, der die Rolle eines Sensibilisators zukommt“. Die nach oben sehenden, dem Lichte viel mehr ausgesetzten Facetten zeigen nach Demoll nie eine rote Farbe, es soll hier die die Reizstärke fördernde Substanz nicht vorhanden sein.

Hierzu seien folgende Bemerkungen gestattet. Demoll erwähnt, daß bei Tagschmetterlingen die durch Belichtung zum Schwinden gebrachte rot leuchtende Pseudopupille (s. u.) sich nach einer Verdunklung durch 4—6 Sekunden wieder in vollem Umfange zeige (an anderer Stelle spricht er von 15 Sekunden). Ist diese Wiederkehr der roten Pupillenfarbe durch Regeneration eines roten Farbstoffes bedingt, so muß dieser wesentlich andere Eigenschaften haben, als der Wirbeltierpurpur; denn wir wissen, daß auch im lebenden Tiere eine ausgebleichte Netzhautpartie sehr viel länger braucht, bis sie wieder Purpurfarbe zeigt, wie z. B. Abelsdorffs Versuche an Krokodilen lehren (s. o.).

Vor allem ist aber nicht zu vergessen, daß durch die phototrope Pigmentverlagerung wesentlich andere physikalisch-optische Bedin-

gungen für die Sichtbarkeit der roten Farbe im Augengrunde geschaffen werden: Ich belichtete mit dem Augenspiegel eine grellrote Papierfläche und hielt dann vor diese eine Glasplatte, auf der ich eine dünne Tuscheaufschwemmung zum Trocknen gebracht und so eine Art feinsten Schleiers erzeugt hatte. An Stelle des vorher gesehenen leuchtenden Rot ist durch diesen Schleier ein wesentlich graulicheres bzw. weißlicheres Rot, günstigen Falles ein farbloses Grau sichtbar. Die phototrope Vorwanderung des Netzhautpigmentes im Facettenauge muß bis zu einem gewissen Grade ähnlich wirken, wie das Vorschieben des feinen schwarzen Schleiers vor die rote Fläche in unserem Versuche. Die fragliche Farbänderung am Facettenauge bei längerem Spiegeln kann somit noch nicht als Beweis für das Vorhandensein eines lichtempfindlichen purpurähnlichen Farbstoffes im Insektenauge gelten.

In vielen Versuchen an Nachtschmetterlingen sah ich stets, daß bei Bestrahlung mit einem lichtstarken elektrischen Augenspiegel die rote Pupille eines dunkel gehaltenen Tieres etwa $^1/_2$ Minute rot bleibt und dann, bei allmählicher Abnahme der Lichtstärke und Größe des leuchtenden Feldes, weißlich wird; umgekehrt war die Pupille, wenn sie an einem Helltiere nach etwa 10—20 Minuten Dunkelaufenthalt zuerst wieder anfing sichtbar zu werden, zunächst blaß und weißlich. Solche Beobachtungen lassen die Deutung zu, daß die Pigmentstellung auf die Farbe, in welcher der Hintergrund des Nachtschmetterlingsauges gesehen wird, von wesentlichem Einflusse sein kann; jedenfalls darf eine solche Möglichkeit nicht unberücksichtigt bleiben.

Bedenkt man weiter, daß es mit den in den letzten 30 Jahren ausgearbeiteten Methoden verhältnismäßig leicht ist, den Vertebratenpurpur nachzuweisen, so wäre es befremdlich, wenn ein ähnlicher, im Facettenauge etwa vorhandener Farbstoff früheren Beobachtern ganz entgangen wäre. Kühne schrieb in seinen Untersuchungen über Sehen ohne Sehpurpur (1878): „Indem ich nach purpurreichen Sehorganen suchte und die großen Sehstäbe des Flußkrebses vornahm, fand ich deren Farbe zu meiner Ueberraschung in so geringem Grade lichtempfindlich, daß bei diesem Auge jeder Gedanke an Verallgemeinerung der bis jetzt am Sehpurpur der Wirbeltiere festgestellten Vorgänge schwinden mußte". Der Farbstoff erschien purpurviolett und zeigte trotz stundenlanger Belichtung keine Abnahme. Unter den Insekten hatte für *Locusta viridissima* Chatin das Vorhandensein eines sehpurpurähnlichen Stoffes angegeben, doch zeigte Kühne, daß die fragliche rote Färbung „in Wahrheit nicht weniger indolent ist, als die der Krebse". Ich selbst hielt mehrere Exemplare von *Sphinx ligustri* einige Stunden vollständig dunkel, präparierte dann die Augen möglichst rasch bei dem roten Lichte einer photographischen Lampe, und belichtete sie erst, nachdem ich sie zunächst bei schwachem Tageslichte unter das Mikroskop gebracht hatte; ich konnte keine Aenderung der bräunlich- bis bläulichroten Farbe wahrnehmen, die an den zerzupften Elementen leicht sichtbar war.

Aus dem Gesagten ergibt sich, in welcher Richtung neue Versuche zur Beantwortung der Frage nach dem Vorkommen von Sehpurpur im Arthropodenauge anzustellen sein werden.

E. Pigmentwanderung; Veränderungen am Neuroepithel.

Nachdem zuerst CZERNY (1867), später BOLL und KÜHNE (1877) die unter dem Einflusse des Lichtes eintretende Wanderung des Netzhautpigmentes am Froschauge verfolgt hatten, wandte das Interesse der Forscher sich in erster Linie dem Studium der sichtbaren Lichtwirkungen an der Netzhaut zu; die Hoffnung, auf diesem Wege auch auf Fragen nach der Lichtwahrnehmung Antwort zu erhalten, hat sich bisher nicht erfüllt.

Eine vollständige Aufzählung der Ergebnisse zahlreicher mühsamer Arbeiten auf dem weiten Gebiete kann hier nicht unsere Aufgabe sein; wir wollen versuchen, einen Ueberblick wenigstens über jene Fragen zu gewinnen, die für die Lehre vom Sehen der Tiere von Interesse werden können [1]).

Der Frage nach einer etwaigen funktionellen Verschiedenheit von Stäbchen und Zapfen trat zuerst M. SCHULTZE (1866) näher, indem er den Gedanken aussprach, daß die Stäbchen den Licht- und Raumsinn, die Zapfen daneben auch noch den Farbensinn vermitteln. Die Zapfen sollten gewissermaßen eine höhere Entwicklungsstufe der Stäbchen bilden, letztere seien, „wie sie in physiologischer Hinsicht die einfacheren Elemente darstellen, auch in phylogenetischer Beziehung das Primäre, aus dem sich die Zapfen allmählich ausgebildet haben". Diese Anschauungen, welchen man sich später vielfach angeschlossen hat, stützte SCHULTZE, abgesehen von der Abnahme unseres Farbensinnes nach der Netzhautperipherie zu, wesentlich auf vergleichend-anatomische Daten, insbesondere das Ueberwiegen der Stäbchen bei Dunkeltieren (Igel, Fledermaus, Eule etc.) gegenüber dem Stäbchenmangel bei ausgesprochenen Tagtieren, wie Eidechsen und Schlangen [2]).

Andererseits wies ich bereits darauf hin, daß SCHULTZES Betrachtungsweise heute eine gewisse Einschränkung erfahren muß, nachdem sich gezeigt hat, daß manche Tiere, wie z. B. Schildkröten, trotz anscheinend völligen Mangels an Stäbchen zum großen Teile ausgesprochene Nachttiere sind.

Der an SCHULTZES Anschauungen anknüpfenden Hypothese PARINAUDS von der angeblichen Adaptationsunfähigkeit der Zapfen ist durch den von mir erbrachten Nachweis ausgiebiger adaptativer Aenderungen bei Tagvögeln und Schildkröten die wesentliche der vergleichenden Physiologie entlehnte Stütze genommen. —

Von den sichtbaren Aenderungen, die das Licht an den Netzhautzapfen hervorruft, hat die von VAN GENDEREN STORT (1884/87) entdeckte Verkürzung und Verdickung des Zapfeninnengliedes bei Belichtung (daher die Bezeichnung „Myoid") besonderes Interesse. Der Umfang dieser Verkürzung ist bei Fischen und Amphibien beträchtlich, er kann bei ersteren 90 Proz. und mehr, bei Fröschen über 50 Proz. der Gesamtlänge betragen. Beim Aal ist ein Unterschied in der Zapfenstellung des Hell- und Dunkelauges nicht nach-

---

1) Eine vortreffliche, an wertvollen eigenen Beobachtungen reiche Bearbeitung des Gebietes verdanken wir GARTEN (1908).

2) Für Tiefseefische fand A. BRAUER (1908) bei einigen wenigen Arten, deren Verbreitungsgebiet aber vielleicht noch in die Lichtzone reicht, neben den Stäbchen auch Zapfen, wenn auch in verhältnismäßig geringer Zahl, bei allen anderen Tiefseefischen ausschließlich Stäbchen; das gleiche gilt für Selachier und, nach PÜTTER, auch für die Wassersäuger.

weisbar. die Zapfen werden hier stets dicht über der Limitans gefunden.

Versuche über die Wirkung farbiger Lichter (spektraler und Glaslichter) auf die Zapfenstellung wurden bisher nur von Pergens (1899) angestellt. Die Zapfenkontraktion trat bei Bestrahlung mit jeder Farbe auf und war bei geringer Intensität im Blau am schwächsten; sie war nicht spezifisch für bestimmte farbige Reizlichter und nahm im großen und ganzen mit der Lichtintensität zu. Gegenüber Versuchen, diese Zapfenkontraktion mit der Farbenwahrnehmung in Zusammenhang zu bringen, ist angesichts meiner früher mitgeteilten Ergebnisse darauf hinzuweisen, daß diese Kontraktion von der Farbenwahrnehmung jedenfalls innerhalb weiter Grenzen unabhängig sein muß.

Garten zeigte (zusammen mit Weiss), daß unter den Bedingungen des Dämmerungssehens, also bei so schwacher Belichtung, bei der wir noch keine Farbe wahrnehmen, bei Fischen die Zapfen bereits deutliche Kontraktion zeigen, während der Purpurreichtum der Netzhaut nicht merklich herabgesetzt ist.

Hertel (1911) fand an isolierten Netzhäuten von Fröschen und Fischen die Zapfenkontraktion noch auslösbar durch Licht von 226 $\mu\mu$. Im Auge selbst war sie noch sicher nachweisbar bei 396 $\mu\mu$, bei 330 $\mu\mu$ war eine indirekte Erregung durch Fluoreszenzlicht möglich; andererseits war noch Licht von höchstens 830 $\mu\mu$ wirksam. Hertel schließt aus seinen Versuchen, daß die Zapfenkontraktion nicht eine zufällige Begleiterscheinung, sondern mit dem Sehprozeß eng verknüpft sei.

Viel geringfügiger als bei Fischen und Amphibien ist die Myoidverkürzung bei Reptilien. Engelmann fand sie bei der Ringelnatter sehr gering, bei *Testudo* zweifelhaft, das gleiche gibt Garten auf Grund besonders sorgfältiger Beobachtungen für das Chamäleon an.

Unter den Vögeln haben wir beim Huhn nach im wesentlichen übereinstimmenden Angaben von van Genderen Stort und Garten in dem vorwiegend oder ausschließlich Zapfen führenden hinteren oberen Netzhautbezirke nur sehr geringe Zapfenverkürzung; aber schon wenige Millimeter von dieser Stelle entfernt ist sie etwas ausgesprochener, am ausgesprochensten nach den Messungen des ersteren Autors im stäbchenreichsten Teile; in den stäbchenreichen Eulennetzhäuten fand Garten recht beträchtliche Zapfenverkürzung.

Von Untersuchungen an Säugern erscheinen die van Genderen Storts in der Methodik nicht einwandfrei, dagegen hat Garten am Affen mühsame und sorgfältige Messungsreihen vorgenommen, die ihn zu dem Schlusse führten: „Es erscheint wahrscheinlich, daß ein kleiner Rest von Kontraktilität der Zapfen erhalten bleibt, aber derselbe ist so gering, daß zu einer sicheren Entscheidung noch ein umfangreicheres Material zu untersuchen wäre; eine größere physiologische Bedeutung dürfte aber diese jedenfalls minimale Bewegung kaum mehr besitzen.“

Die Bedeutung der geschilderten Vorgänge wird etwas verständlicher durch einen Ueberblick über die Aenderungen, die das Licht in den Pigmentepithelzellen hervorruft. Auch diese „phototrope Pigmentwanderung“ zeigt, im großen und ganzen ähnlich wie die Zapfenkontraktion, bei den Fischen den größten Umfang, ist auch bei vielen Amphibien, wenn auch geringer, so doch noch ziemlich beträchtlich,

dagegen bei Reptilien, Vögeln und Säugern nur unbedeutend, zum Teile überhaupt nicht sicher nachweisbar.

Ich habe früher (1902) für das Aalauge gezeigt, daß hier bei Belichtung nahezu alles Pigment sich an der Limitans externa anhäuft, so daß der größte Teil der Stäbchen fast ganz pigmentfrei aus der nach innen verschobenen Pigmentmasse hervorragt (vgl. Fig. 19). (Aehnliche Bilder erhielt später GARTEN bei Flußaal und Weißfisch.) In anderen Augen ist die Vorwanderung des Pigments weniger ausgiebig, wie z. B. Fig. 20 nach dem belichteten Auge einer *Scorpaena*

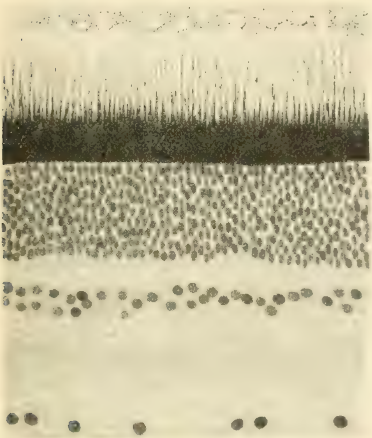


Fig. 19.

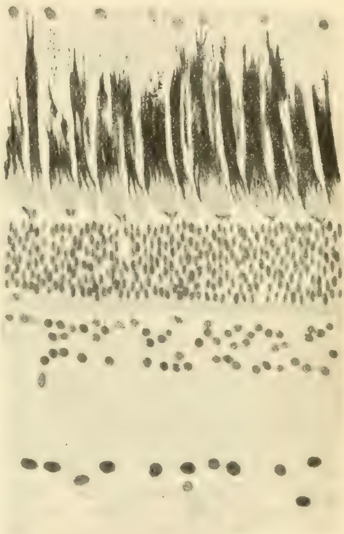


Fig. 20.

Fig. 19. Schnitt durch die Netzhaut eines lange belichteten Aalauges; der größte Teil des Pigments ist bis zur Limitans vorgewandert.

Fig. 20. Schnitt durch das belichtete Auge einer *Scorpaena scrofa.*

zeigt. Bei diesem letzteren Fische lassen sich, wie zuerst BEER sah, die Verschiedenheiten der Pigmentstellung bei Hell- und Dunkeltieren sogar mit dem Augenspiegel im lebenden Auge nachweisen. Wie VAN GENDEREN STORT fand und ich bestätigen kann, ist die am Lichtauge leicht sichtbare, durch vorgewandertes Pigment bedingte regelmäßige Zeichnung des Augenhintergrundes im Dunkelauge nur schwach oder gar nicht zu sehen. BRAUERS (1908) interessante Studien an pelagischen Tiefseefischen ergaben, daß hier die Fähigkeit der phototropen Wanderung zwar bei jungen Tieren noch nachweisbar, aber bei älteren, bei welchen die Pigmentfortsätze sich immer mehr verkürzen, verloren gegangen ist, so, daß hier das Pigment dauernd in

Dunkelstellung bleibt. Bei *Benthobatis* fand sich überhaupt kein Pigment.

Das Vorhandensein von Pigment „bei fast allen Tiefseefischen und ebenso bei Tiefseecephalopoden, und zwar nicht nur in wohlausgebildeten, sondern auch in rudimentären Augen“ zeigt ebenso wie der Pigmentschwund bei Tapetumaugen, wie Brauer mit Recht betont, „daß die Pigmentbildung und der Pigmentschwund, progressive und regressive Entwicklung des Auges nicht durch den direkten Einfluß des äußeren Faktors ‚Lichtarmut‘ erfolgt, sondern innere Faktoren hier wirken, allerdings auf Grund einer Einwirkung von äußeren“.

Besonderes Interesse bieten die Verhältnisse der Pigmentwanderung in tapetumhaltigen Fischaugen, z. B. beim Bley (*Abramis brama*), wo schon H. Müller das Vorhandensein des Tapetums allein in der oberen Netzhauthälfte damit in Verbindung brachte, „daß den Fischen vom Boden der Gewässer wohl nur schwächeres Licht zukommt“.

Exner und Januschke (1905) zeigten (ebenso später Garten), daß hier im belichteten Auge das die Zellen erfüllende Guanin in den scheinbar kolbig endenden Pigmentepithelfortsätzen bis zu den Zapfenellipsoiden vorrückt, und daß diese Fortsätze sich bei Belichtung verlängern. Zugleich schiebt sich „das Pigment zwischen den Guaninmassen nach vorwärts, um namentlich die Zapfenaußenglieder dichter zu umhüllen“ (Garten). Vielleicht rücken gleichzeitig auch bei Belichtung Guaninkörnchen dem Strome des Pigmentes entgegen nach der Sclera zu.

Franz machte (1906, vgl. p. 839) gelegentlich einer eingehenden Beschreibung des bei allen Selachiern vorhandenen Tapetums die Angabe, daß bei Belichtung von *Acanthias* „in kurzer Zeit der Glanz und die Farbe des Tapetums schwindet, der Augengrund gleichmäßig schwarz wird. Dies erklärt sich offenbar daraus, daß die Pigmentzellenfortsätze, die ich in meiner früheren Arbeit im Tapetum der Selachier beschrieb, sich ausgedehnt und sich an der Innenseite des Tapetums ausgebreitet haben“.

Kühne und Sewall (1880) gaben für den Bley, Abelsdorff für das Krokodil an, daß in der pigmentierten unteren Netzhauthälfte dieser Tiere keine Pigmentwanderung nachweisbar sei. Exner und Januschke sowie Garten wiesen aber für den Bley in dessen unterer Netzhauthälfte sowohl Zapfenkontraktion und Stäbchenstreckung als auch Pigmentwanderung bei Belichtung nach. Garten gibt an, es scheine für diesen guaninfreien Teil „charakteristisch zu sein, daß schon unter den Bedingungen des Dämmerungssehens nicht nur die Zapfen verkürzt, sondern auch das Pigment wie im Hellauge vorgeschoben ist“. Prinzipiell wichtig ist ferner die von Garten hervorgehobene Tatsache, daß in zapfenfreien, sogenannten reinen Stäbchennetzhäuten auch bei Fischen die Stäbchenwanderung gering ist oder ganz fehlt, z. B. bei Haien. Beim Krokodil fehlt die Pigmentwanderung nach den übereinstimmenden Angaben von Abelsdorff und von Garten in allen Teilen der Netzhaut.

Die phototrope Pigmentwanderung beim Frosche ist zwar in ihren wesentlichen Zügen seit den Untersuchungen von Kühne, Angelucci, Fick u. a. bekannt, doch herrscht in verschiedenen Fragen noch keine Uebereinstimmung. Mehrfach wurde darauf hin-

gewiesen, daß selbst dicht nebeneinander gelegene Netzhautstellen ein wesentlich verschiedenes Verhalten des Pigments zeigen können; beim Frosche fand ich (1911) in dem wagerecht durch die Netzhaut ziehenden Streifen des deutlichsten Sehens, der wesentlich längere und feinere Stäbchen besitzt als die Umgebung, das Pigment viel spärlicher als oben und unten davon; ein gleiches hatte früher CHIEVITZ (1889) angegeben, nach A. E. FICK (1891) sollten die mittleren und unteren Netzhautteile größeren Pigmentreichtum zeigen. Im Lichtauge ist das Pigment im Streifengebiete weiter vorgewandert, im Dunkelauge oft etwas mehr nach der Basis zurückgezogen als in der Nachbarschaft. Nach starker Belichtung fand ich es im Streifengebiete oft bis zur Limitans externa vorgewandert, was im Hinblicke auf eine gegenteilige Angabe von HERZOG (1905) hervorzuheben ist.

In der Tritonennetzhaut, die neben den Zapfen auch „Stäbchen mit kegelförmigen Außengliedern" besitzt, reicht das Pigment schon im Dunkelauge bis zu den Ellipsoiden; der Umfang seiner phototropen Verschiebung ist hier verhältnismäßig gering.

Die Angaben über phototrope Pigmentwanderung bei Reptilien stimmen nicht überein: BOLL und ANGELUCCI (1882) konnten in den stäbchenlosen Netzhäuten der Eidechse (wie auch in der stäbchenlosen Zone der Taubennetzhaut) keine Pigmentwanderung nachweisen. ANGELUCCI ließ früher (1878) die Frage, ob bei der Schildkröte Pigmentwanderung vorkomme, unentschieden, später (1894) beschrieb er eine solche für *Testudo marina*, wo er sie aber weniger ausgesprochen fand als beim Frosche. GARTEN (1908) konnte bei *Lacerta*, *Emys*, *Chamaeleon* kein für Pigmentwanderung sprechendes Präparat finden. Für die Eidechse beschrieb CHIARINI (1906) deutliche Pigmentverschiebung unter dem Einflusse des Lichtes.

Ich fand (1911), daß in den verschiedenen Teilen des Eidechsenauges das Pigment unabhängig vom Lichteinflusse verschiedene Stellung zeigen kann und z. B. auch im Dunkelauge an der Stelle des deutlichsten Sehens beträchtlich mehr nach innen vorgeschoben erscheint als in der Umgebung. Daher können die Angaben jener Beobachter, die diese regionären Verschiedenheiten der Netzhaut nicht kannten bzw. nicht berücksichtigten, für die Frage nach der phototropen Pigmentwanderung im Eidechsenauge nicht herangezogen werden. Ich habe Schnitte durch die Augen einer 22 Stunden dunkel gehaltenen, einer 2 Stunden besonnten und einer längere Zeit bei gedämpftem Lichte gehaltenen *Emys europaea* angefertigt. Die Stellung des Pigments war in den drei Augen nicht merklich verschieden, insbesondere ragte auch in dem lange dunkel gehaltenen das Pigment (ähnlich wie z. B. bei Hühnern) zwischen den Zapfen ziemlich weit nach innen, so daß die Außenglieder von einem Pigmentmantel allseitig umhüllt waren.

Für die Tagvögel wird eine unbedeutende Pigmentwanderung angegeben, die an den stäbchenärmsten Stellen am geringsten sei. Im stäbchenfreien Teile ist nach KRAUSE und ANGELUCCI Pigmentwanderung zweifelhaft, nach VAN GENDEREN STORT aber vorhanden. Bei Nachtvögeln läßt sich eine nicht unbeträchtliche Pigmentwanderung nachweisen, wie z. B. die umstehenden Abbildungen (Fig. 21) nach Präparaten zeigen, die ich vom Steinkauz erhielt.

Bei Versuchen am Säugerauge gelang es mir (1902) nicht, eine nennenswerte phototrope Pigmentverschiebung einwandfrei nachzu-

weisen. In gleichem Sinne äußerte sich später Garten, der bei verschiedenen Säugern „nie eine auffallende Veränderung im Pigmentepithel feststellen konnte". In Bestätigung einer Beobachtung Kühnes fand er beim Affen im Hellauge in der Regel festeres und ausgebreiteteres Haften des Pigmentepithels an der Netzhaut als im Dunkelauge (was nicht notwendig Folge einer Vorwanderung sein muß, sondern möglicherweise auch durch geringe Aenderungen in der Konsistenz der Sehzellen oder ähnliches bedingt sein könnte).

Von den Ansichten über die Bedeutung der wesentlichsten hier in Rede stehenden Aenderungen, die das Licht in der Netzhaut hervorruft, sei die Gartensche als die meines Erachtens am besten begründete mit seinen Worten angeführt:

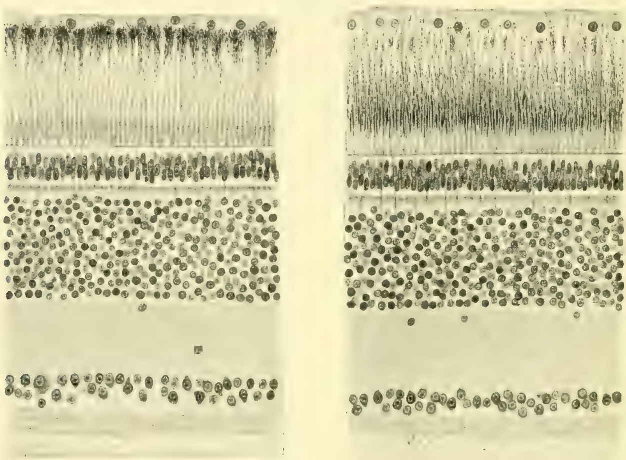


Fig. 21 *D*. Fig. 21 *H*.

Fig. 21. Netzhaut vom Steinkauz. *D* Dunkelauge, *H* Hellauge.

„Beruht nun die Bedeutung des Pigments, wie ich vermute, darin, daß von stark lichtbrechenden Körpern, d. h. im allgemeinen von Zapfen, die seitliche Ausbreitung des Lichtes in der Außengliederschicht verhütet wird, so wird zu fordern sein, daß die jeweilige Entwicklung und Bewegungsfähigkeit des Pigments in der ganzen Tierreihe in der Hauptsache durch Form und optische Beschaffenheit der in der Netzhaut vorhandenen Zapfen gegeben ist. Andererseits — und das würde der Ansicht von Exner und Januschke sowie Herzog nahe kommen — sind durch sehr niedrige Intensitäten (nicht der nach dem menschlichen Auge bestimmten Dämmerung) die Zapfen nicht mehr reizbar, und dann räumen sie den Stäbchen das Feld. Während die Zapfenkontraktion selbstverständlich die Bedeutung hat, den optischen Apparat der Zapfen der in der Gegend der Limitans externa gelegenen Bildebene möglichst anzunähern, ist die Zapfen-

streckung für den Stäbchenapparat von besonderer Wichtigkeit. Nach erfolgter Zapfenstreckung besteht die Stäbchenschicht jetzt nur aus gleichmäßigen, zylindrischen, stark lichtbrechenden Gebilden, die in einer schwach lichtbrechenden Masse eingebettet liegen. Und nun kann ohne Gefahr einer zu starken Lichtausbreitung das Pigment sich zurückziehen. Jetzt findet selbst das zwischen die Stäbchen gelangende Licht schließlich noch einen Weg in die benachbarte lichtperzipierende Stäbchensubstanz[1]). Kommt hinter den Stäbchen gar noch eine, das Licht gut reflektierende Masse hinzu, so dürften nach dem Stand unserer Kenntnisse sämtliche Hilfsmittel zur Ausnutzung schwächster Intensitäten für den Sehakt erschöpft sein." —

Es ist wiederholt angegeben worden, daß das Pigment bei Bestrahlung an Menge abnehme, z. B. von PERGENS (1896) für *Leuciscus*, von CHIARINI für diesen und für den Frosch. Andere Autoren, wie VAN GENDEREN STORT, kamen nicht zu gleichem Ergebnisse. Die von mir früher abgebildeten Schnitte durch Augen der Eidechse, des Stichlings und der Schwalbe lassen erkennen, daß bei allen diesen Tieren nahe beieinander gelegene Netzhautstellen beträchtlich größere Verschiedenheiten der Menge ihres Pigments zeigen können, als bisher in der Regel angenommen wurde. E. FICK hat (1889, 1891) solche Verschiedenheiten beim Frosch eingehender beschrieben, auf die früher auch ANGELUCCI (1878) hingewiesen hatte. Für das Chamäleon gab H. MÜLLER an, daß das Pigment in der Fovea dunkler, die Fortsätze länger, die Verbindung mit den Zapfen fester sei (Aehnliches wird von GREEFF für das Menschenauge angegeben). Untersuchungen, die die Tatsache der regionären Verschiedenheiten der Menge des Pigmentes nicht genügend berücksichtigen, können eine bestimmte Antwort auf die Frage nach etwaiger Abnahme desselben unter dem Einflusse des Lichtes nicht wohl geben. Auch auf individuelle Verschiedenheiten des Pigmentreichtums im Netzhautepithel, wie ich sie bei Vögeln beobachtete, muß bei vergleichenden Untersuchungen entsprechend geachtet werden.

Während bei manchen Fischen, wie wir sahen (vgl. Fig. 19), die Pigmentwanderung so stark sein kann, daß alles Pigment aus den Zellkörpern heraus und in die Fortsätze wandert, so daß das äußere Drittel der Stäbchen wieder fast pigmentfrei hinter der Pigmentzone sichtbar wird, ist ein gleiches schon beim Frosche nicht mehr der Fall: in der ganzen, außerhalb des mittleren Streifs gelegenen Netzhaut bleiben die Pigmentzellkörper selbst auch nach lange fortgesetzter Belichtung noch pigmenthaltig, im Gebiete des Streifs des deutlichsten Sehens aber ist der Zellkörper auch nach langem Dunkelaufenthalte nur schwach pigmenthaltig. Innerhalb des Streifengebietes wandert das Pigment im Froschauge bei Belichtung und bei Verdunklung in anderem Tempo als in der übrigen Netzhaut (FICK); ähnliches konnte ich (1905) auch für den Streifen des deutlichsten Sehens im Cephalopodenauge nachweisen (s. u.). —

Aeltere Untersucher (KÜHNE [1879] u. a.) gaben an, daß man in der Pigmentzelle des Frosches zweierlei Pigmentarten, ein amorphes und ein kristallinisches Fuscin, unterscheiden könne, was neuerdings von HERZOG (1905) in Abrede gestellt wird. An meinen Präparaten

---

1) Dieses wäre der einzige Beitrag, den das rückwandernde Pigment bei niederen Tieren für die D-Adaptation liefert!

von Froschaugen läßt sich bei Untersuchung mit Immersion unschwer zeigen, daß das vorwandernde Pigment vorwiegend oder ausschließlich aus feinsten Nadeln besteht, während das im Zellkörper zurückbleibende vorwiegend kuglige bzw. körnige Form hat. Dieser Unterschied zwischen „stabilem“ und „mobilem“ Pigment ist im Streifengebiete besonders leicht sichtbar, dagegen in den Seitenteilen der Netzhaut infolge des hier viel dichter liegenden Pigments oft weniger deutlich. Bei einigen von mir untersuchten Fischen fand ich fast ausschließlich mobiles und kein oder fast kein stabiles Pigment, dagegen waren bei Cephalopoden beide Pigmentarten unschwer gesondert wahrzunehmen. —

Von weiteren unter dem Einflusse des Lichtes in der Pigmentepithelzelle auftretenden Veränderungen hat die folgende physiologisches Interesse. Kühne sah, in sehr auffallender Weise beim Waldkauz, die Oeltropfen, die man hier in der Pigmentzelle leicht wahrnimmt, bei den Dunkelaugen „von bedeutendem, den Zellenhut fast ausfüllendem Umfange und sehr blasser, fast strohgelber Farbe“, beim Hellauge „ausschließlich in Gestalt kleiner und kleinster Tröpfchen von überall intensiv zitrongelber Farbe, deren meist 4—10 dicht zusammen liegen“. Diese Angaben wurden neuerdings von Garten bestätigt und erweitert.

Die Frage nach der Erregbarkeit des phototropen Pigmentes durch elektrische Ströme wird verschieden beantwortet. Eine frühere Angabe von Engelmann (1885), wonach mäßig starke Induktionsschläge Lichtstellung der Zapfen und des Pigmentepithels beim Frosche hervorrufen sollen, wurde von Lederer (1909, zit. nach Gertz) nachgeprüft und dabei keinerlei Wirkung der Elektrizität auf die Pigmentzellen gefunden; ein gleiches stellte Gertz (1911) für das Pigment von *Abramis* fest. Das Pigment im Facettenauge zeigt nach v. Frisch analoges Verhalten (s. d.). Fujita (1911) sah nach elektrischer Reizung der Augen von Hellfröschen am lebenden Tiere „ein unbedeutendes, aber doch unzweifelhaftes Zurückziehen des Pigmentes“. Teilweises Zurückziehen desselben, besonders in der Peripherie, beobachtete er auch bei Weißfischen, doch war dies noch weniger deutlich als bei Fröschen und jedenfalls unwesentlich.

Engelmann hatte angegeben, daß Zapfen und Pigment im Froschauge auch dann in Lichtstellung übergingen, wenn das Auge dunkel gehalten und nur Rücken und Beine bestrahlt würden. Fujita dagegen fand bei entsprechenden Versuchen stets vollständige Dunkelstellung. Die Angabe Engelmanns, daß Bestrahlung eines Auges zu Hellstellung auch im anderen Auge führe, wurde von A. E. Fick (1891) nachgeprüft aber nicht bestätigt. In Uebereinstimmung mit Fick kam auch Fujita (1911) bei mannigfach variierten Versuchen zu dem Ergebnisse, daß eine im nicht bestrahlten Auge gefundene Hellstellung auf kleine Mengen zerstreuten Lichtes bezogen werden müsse; bei sorgfältiger Vermeidung solcher fand auch er, daß nur das direkt bestrahlte Auge Hellstellung, das andere, gut dunkel gehaltene aber Dunkelstellung zeigt.

Kühne und Hornborstel beschrieben eine Volumsänderung an den Stäbchen, die bei genügend langer Belichtung verdickt, im Dunkeln wieder schmäler werden sollten; diese Angaben stammen aus einer Zeit, zu der man die großen Verschiedenheiten der Dicke der Stäbchen an den verschiedenen Stellen der Froschnetzhaut noch nicht kannte. Da diese Verschiedenheiten selbst für nahe beieinander gelegene Partien größer als die größten Verschiedenheiten sind, die Kühne für Hell- und für Dunkelstäbchen fand, dürfen wir meines

Erachtens in jenen Angaben einen Beweis für den Einfluß des Lichtes auf die Stäbchendicke noch nicht erblicken. Doch fand beim Salamander auch GARTEN die Stäbchen der Hellnetzhaut etwas kürzer und dicker als jene der Dunkelnetzhaut; die Unterschiede waren indessen sehr unbedeutend.

Von den Angaben über Lageänderung der Stäbchen unter dem Einflusse des Lichtes ist die wichtigste die zuerst von VAN GENDEREN STORT gesehene Stäbchenstreckung durch Licht; eine solche, der Zapfenkontraktion entgegengesetzte Bewegung fand auch GARTEN bei den Stäbchen der Taube, dagegen nicht bei Nachtvögeln, wo im Gegenteil die Zapfenkontraktion recht beträchtlich ist (s. o.). Eine sehr starke Streckung der Stäbchen im Lichte zeigen (GARTEN) alle Fische, deren Netzhäute neben jenen gleichzeitig auch Zapfen besitzen; auch beim Aal, dessen Zapfen unbeweglich sind, rücken die Stäbchen bei Belichtung nach außen. Bei Selachiern (*Scyllium, Torpedo*), deren Netzhäute nur Stäbchen besitzen (SCHULTZE), fand GARTEN bei Belichtung keine Lageänderung an den Innengliedern.

Außer den bisher besprochenen hat man Veränderungen auch an anderen Teilen der nervösen Netzhaut unter der Wirkung des Lichtes auftreten sehen; sie sind aber durchweg viel geringer als jene, zum Teile noch strittig; da sie auch für die Physiologie des Gesichtssinnes von untergeordneter Bedeutung scheinen, beschränke ich mich auf eine kurze Aufzählung der einschlägigen Daten.

An den Außengliedern der Zapfen beschrieb ANGELUCCI (1882) Verkürzung und Verdickung im Licht, GARTEN kam bei Nachprüfung dieser Angaben an Fischaugen nicht zu entscheidenden Ergebnissen. An den Zapfenellipsoiden fand BIRNBACHER (1894), wie früher VAN GENDEREN STORT, bei Fischen und Amphibien im Dunkelauge anderes färberisches Verhalten als im Hellauge, im ersteren färbten sie sich mit Eosinextragelb, im letzteren nicht. WEISS kam unter GARTENS Leitung zu ähnlichen Ergebnissen wie BIRNBACHER, PERGENS dagegen konnte dieselben nicht bestätigen. CHIARINI fand die Zapfenellipsoide beim Dunkelfrosche schmal und verlängert, beim Lichtfrosche mehr rundlich.

Eine weitere merkwürdige Veränderung in der Netzhaut der Taube beschrieb VAN GENDEREN STORT: Im gelben Felde finden sich Doppelzapfen, von welchen der Hauptzapfen eine große grüne Kugel, der Nebenzapfen nur etwas körniges rotes Pigment enthält; bei der Lichtkontraktion trete in letzterem ein helles eiförmiges Gebilde auf. Der Befund wurde von GARTEN bestätigt.

Die Untersuchungen über Verschiedenheiten der Form der äußeren Körner in Hell- und in Dunkelaugen haben bisher nicht zu verwertbaren Ergebnissen geführt. Auch hier können die Elemente, z. B. der Körnerschichten, an verschiedenen, nahe beieinander gelegenen Stellen des gleichen Auges beträchtliche Verschiedenheiten zeigen, deren Nichtberücksichtigung zu Irrtümern Anlaß geben mag.

Verschiedenheiten der Färbbarkeit der äußeren Körner wurden zuerst von PERGENS angegeben; spätere Autoren kamen zum Teile zu anderen Ergebnissen. Verlagerung der Kerne, die im Dunkelauge zum Teile über die Limitans nach außen ragen, ist für *Triton* und *Salamandra macul.* von VAN GENDEREN STORT und GARTEN beschrieben.

Unter den Beobachtungen an den inneren Netzhautschichten sind vor allem die von BIRCH-HIRSCHFELD (1906, 1910) zu erwähnen, der an den Ganglienzellen der Taube nach mehrstündiger Helladaptation nicht unerhebliche Chromatinverminderung fand, die bei geringerer Lichtintensität viel weniger deutlich hervortrat. Weiter waren

die Zapfenkörner vorgerückt und kontrahiert, die Stäbchenkörner abgerundet und es hatte sich eine basophile, färbbare, im Innenglied der Zapfen enthaltene Substanz an der distalen Grenze des Außengliedes angehäuft. An den inneren Körnern waren bei der Taube keine Veränderungen wahrzunehmen. In neueren Versuchen (1910) zeigte er, „daß den ultravioletten Strahlen, sofern man nur darauf sieht, daß sie in genügender Intensität zur Netzhaut gelangen, ein wesentlicher Einfluß auf die Ganglienzellenstruktur, und zwar auf das Protoplasmachromatin zukommt". Die Wirkung ist Folge einer Absorption des kurzwelligen Lichtes in den inneren Netzhautschichten, durch welche die Außenglieder bis zu einem gewissen Grade vor dessen Einfluß geschützt werden.

Endlich seien noch einige Angaben über die chemische Reaktion der Netzhaut bei verschiedenen Belichtungszuständen angeführt. Lodato (1902) hat zuerst angegeben, daß in der Netzhaut bei Belichtung eine Säure gebildet werde (raschere Entfärbung von Phenolphtalein durch belichtete als durch Dunkelnetzhäute). Dittler (1907) bestätigte diese Angaben und konnte durch weitere Versuche wahrscheinlich machen, daß die Zapfenkontraktion durch chemische Stoffe ausgelöst wird, die unter der Wirkung des Lichtes entstehen.

F. Sehschärfe, Refraktion, Parietalorgan.

Für das Menschenauge kann man als Maß seiner Sehschärfe den kleinsten Winkel benützen, unter dem 2 Punkte noch eben gesondert wahrgenommen werden; man bestimmt so die Grenze des optischen Auflösungsvermögens, die für normale Augen an der Stelle des deutlichsten Sehens (Fovea) durchschnittlich einem Winkel von etwa 1 Minute entspricht.

Die Sehschärfe eines Auges hängt einmal von physikalischen Verhältnissen ab, insbesondere der Lichtbrechung in Hornhaut und Linse und der Größe der einzelnen Sehzellen, weiter auch von physiologischen Faktoren, wie der Art der Verbindung dieser Zellen untereinander und mit dem Zentralorgan, von der Wechselwirkung der Sehfeldstellen u. a. m.

Die physikalischen Verhältnisse insbesondere der Brechung in der Linse scheinen, soweit bis jetzt zu übersehen ist, für die verschiedenen Wirbeltieraugen nicht wesentlich andere bzw. ungünstigere zu sein als für das Menschenauge. Von den bei der Netzhaut in Betracht kommenden physiologischen Faktoren fehlt uns für die Tiere noch fast alle Kenntnis, und selbst für die Dimensionen der Sehzellen liegen vielfach nur Bestimmungen an einer beliebig gewählten Netzhautstelle vor, die uns keine Schlüsse auf die hier allein in Betracht kommenden Werte an der Stelle des deutlichsten Sehens gestatten. Wir dürfen aber auch nicht vergessen, daß die Sehschärfe nicht allein von diesen Werten abhängt, sondern auch von jenen anderen, noch nicht genauer erforschten Umständen, und es ist daher nicht wohl angängig, die Sehschärfe bei Tieren nur unter Zugrundelegen der Dimensionen gewisser Sehzellen zu berechnen. Das Gesagte möge an einem Beispiele erläutert werden.

G. A. Schäfer (1907) glaubt, „die Sehschärfe proportional der linearen Größe des Netzhautbildes (bei gegebener Größe und Entfernung des Gegenstandes) und umgekehrt proportional dem Durchmesser des Netzhautelementes" setzen zu können.

Der Verfasser kommt bei Zusammenstellung seiner Werte zu dem nicht eben wahrscheinlichen Ergebnisse, daß die Sehschärfe eines Tieres im allgemeinen um so größer sei, je größer das Auge ist. Er berechnet so z. B. für das Rind eine fast 40mal größere Sehschärfe als für die Fledermaus (von der wir wissen, mit wie großer Sicherheit sie im Fluge kleine Insekten hascht). Rind und Pferd sollen eine 4mal größere Sehschärfe haben als Huhn, Rotkehlchen und Gans, eine etwa 26mal größere als die Schildkröte, die bekanntlich sehr kleine Futterobjekte sicher wahrnimmt, u. a. m.

Von einer Erörterung der physiologischen Voraussetzungen, von welchen Schäfer ausgeht, wollen wir absehen; fehlen doch auch die Grundlagen für die von ihm gemachte Annahme, daß in wesentlich verschiedenen Augen, von welchen z. B. die einen vorwiegend Stäbchen, andere nur Zapfen führen, manche mit Tapetum, manche ohne solches sehen usw., die physikalischen und physiologischen Verhältnisse genügend übereinstimmen, um die für verschiedene Sehorgane berechneten Zahlen ohne weiteres zueinander in Beziehung zu bringen. Auch gegen die anatomischen Grundlagen seiner Berechnung sind Bedenken geltend zu machen: Der Verfasser zählt an den frisch ausgebreiteten Netzhäuten die in einem Quadrat von 0,023 mm Seitenlänge befindlichen perzipierenden Elemente und nimmt an, daß diese Werte in gleicher Weise für jene Netzhautpartie gelten, die bei Ermittlung der Sehschärfe des am besten funktionierenden Teiles allein in Betracht kommt.

Wollte jemand für den Menschen die an einer beliebigen, zufällig gewählten, exzentrischen Netzhautstelle gefundenen Größenwerte der Sehzellen einer Berechnung unserer Sehschärfe zugrunde legen, so würde man die Unzulänglichkeit eines solchen Vorgehens ohne weiteres erkennen, da uns geläufig ist, wie verschieden groß die Sehzellen an verschiedenen Netzhautstellen des Menschenauges sind. Die Möglichlichkeit, daß auch bei anderen Wirbeltieren regionäre Verschiedenheiten in der Netzhaut vorkommen können, wurde in jenen Untersuchungen nicht genügend berücksichtigt.

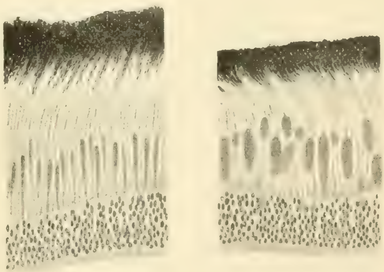


Fig. 22. Schnitt durch zwei einander nahe benachbarte Stellen der Dunkelnetzhaut von *Trigla corae*, zeigt die große Verschiedenheit des Durchmessers der percipierenden Elemente verschiedener Netzhautpartien.

Frühere Untersuchungen, hauptsächlich von Chievitz (1889) an vielen Wirbeltieraugen, von Zürn (1902) insbesondere am Pferdeauge, sowie meine Beobachtungen (1911) lehren, daß in allen Wirbeltierklassen die Sehzellen zum Teile beträchtliche regionäre Verschiedenheiten zeigen. So kann man, um nur einige wenige Beispiele herauszugreifen, in den mittleren Netzhautteilen mancher Schildkrötenarten auf einem bestimmten Bezirke über 5mal mehr farbige Zapfenkugeln zählen, als auf gleich großen Bezirken nahe benachbarter Stellen. Bei der Eidechse fand ich noch beträchtlichere Unterschiede zwischen der Größe der arealen und paraarealen Sehelemente. Figur 22 und 22a zeigen die Verschiedenheiten der perzipierenden Elemente

einander nahe benachbarter Netzhautteile bei Fischen (*Leuciscus rut.* und *Trigla corae*), Fig. 23 zeigt ein gleiches für das Taubenauge. Brauer fand auch bei Tiefseefischen mit nur Stäbchen führender Netzhaut eine tiefe Fovea. Bei anderen Fischen ist eine solche für *Hippocampus* von Carrière (1885), für *Syngnathus* von Krause (1886), für *Siphostoma* von Slonaker (1897), für *Pagellus* von Gulliver beschrieben. Unter den Selachiern fand ich bei *Scyllium* einen wagerecht verlaufenden Streif des deutlichsten Sehens, analogen Bildungen begegnen wir unter den Wirbellosen bei Cephalopoden; Demoll findet bei *Alciope* in der Netzhautmitte die Rezeptoren am dichtesten stehen usw.

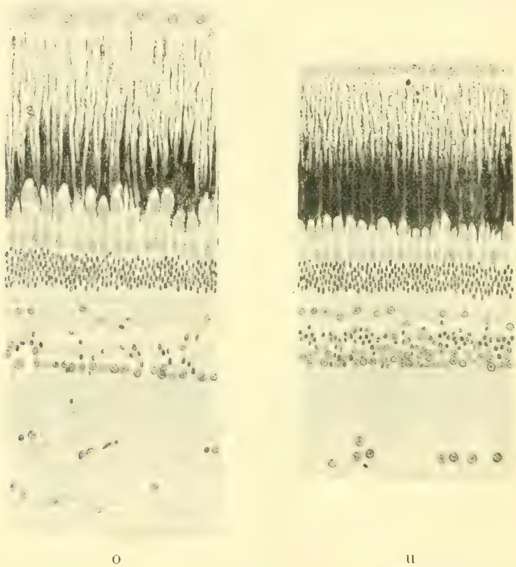


Fig. 22a. Schnitt durch die obere (o) und die untere (u) Netzhauthälfte eines lange belichtet gewesenen Auges von *Leuciscus rutilus*, zeigt die Verschiedenheiten in der Menge des Pigmentes und der Gestalt der percipierenden Elemente in beiden Netzhauthälften.

Im Hinblicke auf die im ersten Abschnitte mitgeteilten Beobachtungen am Schildkrötenauge sind einige genauere Angaben über die regionären Verschiedenheiten in der Schildkrötennetzhaut vielleicht nicht ohne Interesse.

Die Verteilung der Oelkugeln in den verschiedenen Partien der Netzhaut ist nicht bei allen Schildkrötenarten die gleiche; bei manchen fand ich in einem schmalen Streifen, der oberhalb des Sehnerven horizontal ungefähr durch die Netzhautmitte zieht, die farbigen Oelkugeln beträchtlich dichter beieinander stehend und kleiner als in der übrigen Netzhaut; bei einer *Cyclemys* war die fragliche Partie schon makroskopisch als feinste scharfe Linie sichtbar. Die dem Streifengebiete entsprechenden Oelkugeln hatten nur etwa die Hälfte der Größe jener in der unteren

und etwa $^2/_3$ der Größe jener in der oberen Netzhauthälfte (vgl. Tafel I, Figur e). Dementsprechend waren auch die Zapfen selbst im Streifengebiete schmäler und schienen dichter beieinander zu stehen als in der übrigen Netzhaut.

Auch die Elemente der äußeren Körner liegen im Streifengebiete besonders dicht beieinander, etwas weniger dicht in der oberen, noch weniger dicht in der unteren Netzhauthälfte (vgl. die Abbildung).

Die geschilderten Bildungen waren bisher nicht bekannt. Für *Emys Europ.* beschrieb Chievitz (1889) eine kreisrunde Area centralis von etwa 0,16 mm Durchmesser 0,8 mm oberhalb des Opticusrandes. Bei *Damonia Reevesii* fand ich hinten oben vom Sehnerveneintritte eine rundliche Stelle mit besonders kleinen, dicht stehenden Kugeln, der Bezirk war von der übrigen Netzhaut nicht scharf abgegrenzt.

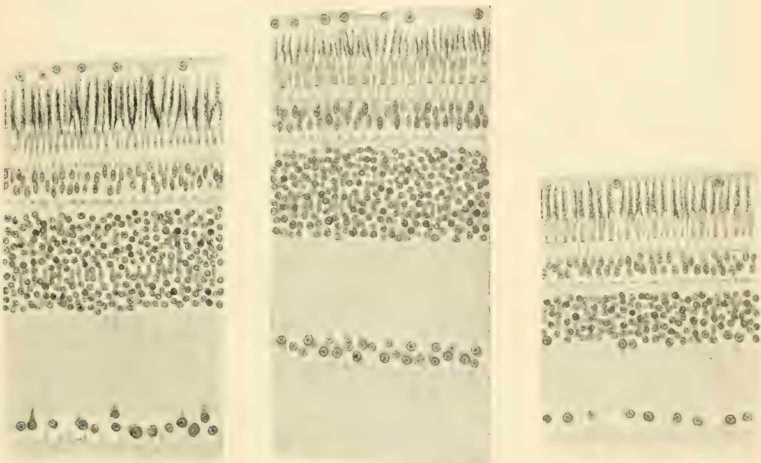


Fig. 23. **Schnitte durch 3 verschiedene Stellen der Hellnetzhaut der Taube.**

Die mitgeteilten Beispiele genügen, um zu zeigen, daß die Versuche, auf dem von Schäfer u. a. eingeschlagenen Wege die Sehschärfe des Wirbeltierauges durch Rechnung zu ermitteln, zunächst wenig Aussicht auf einwandfreie Ergebnisse bieten; Entsprechendes gilt für das Facettenauge (s. dieses). Einigermaßen zuverlässige Resultate werden sich hier wie dort wohl nur auf dem Wege des Experimentes erzielen lassen. Die für den Menschen üblichen Methoden der Unterscheidung zweier Punkte etc. werden für Tiere kaum in Betracht kommen, wohl aber wäre denkbar, bei manchen Tierarten einigen Aufschluß zu bekommen, indem man etwa die kleinsten, angenähert punktförmigen Objekte ermittelt, die noch eben die Aufmerksamkeit des Tieres wecken und merkliche Reaktionen auslösen (z. B. Sichtbarmachen kleinster Futterkörner für Vögel u. a. m.). Man könnte auf diesem Wege Werte bestimmen, die der sogenannten Punktsehschärfe (Guillery) beim Menschen entsprechen. Bei meinen Fütterungsversuchen mit Fischen war ich oft überrascht, wie winzige

Objekte von den Tieren sicher wahrgenommen werden; auch hier dürften Versuche etwa mit punktförmigen Attrappen von Interesse sein.

Claparède und Thorndike (1901 s. o.) machten den Vorschlag, Tiere zunächst so zu dressieren, daß sie nur auf Vorzeigen bestimmter, z. B. kreisförmiger Objekte zum Futter kommen, und dann durch Variieren der Objekte die kleinsten noch eben wirksamen Unterschiede zu ermitteln. —

Die Aufzählung verschiedener mehr gelegentlicher Beobachtungen über angebliche gute oder schlechte Sehschärfe verschiedener Säuger würde hier nur unerhebliches Interesse bieten können.

Ueber die Refraktion des Wirbeltierauges sind wir durch Untersuchungen der letzten Jahre ziemlich gut orientiert, wenn auch in manchen Einzelheiten die Angaben noch nicht vollkommen übereinstimmen. Als Methode der Refraktionsbestimmung hat sich die Skiaskopie wegen ihrer bequemen Handhabung und verhältnismäßig zuverlässigen Ergebnisse besonders bewährt.

Bei den Fischen ist nach den Angaben aller neueren Beobachter das Auge im Ruhezustande in der Regel auf mehr oder weniger große Nähe eingestellt. Plateau (1884) versuchte zuerst die Refraktion des enukleierten Fischauges zu bestimmen und fand eine Myopie von 16 bis 27 Dioptrien, Hirschberg (1882) bediente sich zum ersten Male der Methoden der modernen Ophthalmologie und fand bei zwei Hechten leichte Myopie (1,6—2,4 Dioptrien). Die ersten umfassenderen Beobachtungen stellte Beer (1894, vgl. p. 839) an. Die von ihm untersuchten Fische zeigten in Wasser Myopie von 3—12 Dioptrien. Franz (1905) ermittelte bei Selachiern eine solche von 2—4 Dioptrien. v. Sicherer erhielt neuerdings (1910) in ausgedehnten Beobachtungsreihen an Süßwasserfischen im wesentlichen die gleichen Ergebnisse wie Beer an Meeresfischen. (Beide fanden bei einer kleinen Anzahl von Fischen geringe Hypermetropie des ruhenden Auges.)

Da die Myopie der meisten Fische auf die Bedingungen des Sehens in Wasser zurückzuführen ist, schien es mir von besonderem Interesse, die Refraktion solcher Teleosteer zu ermitteln, die ihrer Nahrung vorwiegend in Luft nachgehen, wie der Schlammspringer (*Periophthalmus*), und für die eine stärker myopische Refraktion wenig zweckmäßig wäre. Die Untersuchung solcher (*P. Koelreuteri*) ergab mir, daß diese Fische in der Tat im Ruhezustande emmetropisch oder leicht hypermetropisch sind und zum Unterschiede von allen anderen bisher untersuchten Teleosteern aktiv für die Nähe einstellen. Auf diese außerordentlich interessante Anpassung von Fischaugen an das Luftleben kommen wir im dritten Teile eingehender zurück.

Nach den Befunden Beers bei Fischen wurde mehrfach die Meinung geäußert, daß überhaupt alle Wassertiere kurzsichtig seien; so gab Beer selbst und später Heine für Cephalopoden an, auch ihre Augen seien im Ruhezustande auf mehr oder weniger große Nähe eingestellt. Demgegenüber konnte ich mit geeigneten Methoden sicherstellen, daß die Refraktion des ruhenden Cephalopodenauges Emmetropie oder mäßige Hypermetropie ist (s. u.).

Für Amphibien fand Beer (1900, vgl. p. 839) (durch skiaskopische Bestimmungen), daß bei Fröschen, Kröten und Landmolchen die Refraktion des ruhenden Auges in Luft höchstwahrscheinlich zwischen

Emmetropie und geringer Myopie liegt: sie sind daher unter Wasser hochgradig hypermetropisch. Dagegen sind Wassersalamander (Tritonen) nach BEER unter Wasser wahrscheinlich angenähert emmetropisch, vielleicht auch in geringem Grade myopisch. HIRSCHBERG hatte früher für das Froschauge in Luft Myopie von mehreren Dioptrien ermittelt.

Bei verschiedenen Reptilien fand BEER „eine nicht weit von Emmetropie abweichende Einstellung" (gewöhnlich leichte Hypermetropie), ähnliches gibt HEINE (1898) für von ihm untersuchte Vogelaugen an, gewöhnlich fand er hier Hypermetropie von 1—2, oft nur 0,5, selten 3—4 Dioptrien.

Bei den bisher untersuchten Säugern haben die meisten Beobachter das ruhende Auge emmetropisch oder leicht hypermetropisch gefunden.

Für Pferde, die BERLIN und viele andere Autoren (Literatur bei BODEN, 1910) in der Mehrzahl hyperopisch gefunden hatten, gab ZIPFEL (1894) an, daß insbesondere scheue Tiere häufig myopisch von 1—4 Dioptrien seien, und ZÜRN und SCHÖNBECK führen das Scheuen der Pferde auf Myopie zurück. SMITH fand 39 Proz. der von ihm untersuchten Pferde myopisch, RIEGEL 29,8 Proz., NICOLAI und FROMAGET 18,4 Proz., CZERWONSKY 29,6 Proz. Für den Hund hat BODEN neuerdings auf Grund von Refraktionsbestimmungen mit dem SCHMIDT-RIMPLERschen Apparate eine durchschnittliche Myopie von 3,2 Dioptrien angegeben; auch v. PFLUGK fand bei allen von ihm gespiegelten Hunden fast ausschließlich Myopie, um 1/2 bis 1 Dioptrie weniger als BODEN, nie Hyperopie. Die Hunde, deren Refraktion ich selbst (1898, vgl. p. 839) früher (gemeinsam mit HEINE) skiaskopisch bestimmte, waren emmetropisch oder leicht hypermetropisch, vereinzelt in geringem Grade (ca. 1,0 Dioptrie) myopisch. Aehnliche Werte fanden wir bei Katzen. —

Die Form des Auges nähert sich bei der Mehrzahl der Vertebraten und bei Cephalopoden im großen und ganzen der Kugelform, die den Vorteil leichter Bewegungsmöglichkeit mit dem eines relativ großen Gesichtsfeldes verbindet.

Bei einer Reihe vorwiegend im Dunkeln lebender Fische und einigen Tiefseecephalopoden erfährt das Auge interessante Gestaltsveränderungen, die zur Entstehung des „Teleskopauges" (CHUN, 1903) führen. Den verschiedenen Formen solcher gemeinsam ist die Bildung einer mächtigen Linse (Pupille und Hornhaut sind entsprechend groß), sowie einer mehr oder weniger ausgesprochenen Röhrenform des Auges und Beschränkung der perzipierenden Netzhautelemente wesentlich auf den verhältnismäßig kleinen, dem Grunde der Röhre entsprechenden Augenteil. Die Achsen beider Röhren sind nach vorn oder nach oben gerichtet, stets einander angenähert parallel, beide Augen in der Mitte nur durch eine schmale Scheidewand voneinander getrennt. Ein aphakischer Raum, wie er sich bei vielen anderen Fischen findet (s. p. 727), fehlt bei den Teleskopfischen, nur Bathy- und Platytroctes haben einen solchen von beträchtlichem Umfange (BRAUER). Trotz einer gewissen Aehnlichkeit des Eulenauges mit dem Teleskopauge der Fische bestehen, wie BRAUER (1908) hervorhebt, zwischen beiden wesentliche Uuterschiede.

Es sei zunächst an der Hand der ausgezeichneten Untersuchungen BRAUERS eine ausgesprochene Form von Teleskopaugen bei Fischen wiedergegeben (verschiedene Arten zeigen derartige Bildungen in verschieden hohem Grade entwickelt). Fig. 24

zeigt einen Schnitt durch das Auge von *Opisthoproctus soleatus*. Von den verhältnismäßig gewaltigen Dimensionen der Linsen solcher Augen erhält man eine Vorstellung durch die Angabe, daß bei einem 17,3 cm langen (dem *Priacanthus* nahe verwandten) Fische die Linse mit 12 mm Durchmesser um ca. 2 mm größer ist als die des erwachsenen Menschen. Dabei ist der Abstand der Linsenmitte von der Netzhaut mit 13,5 mm kein wesentlich anderer als im Menschenauge.

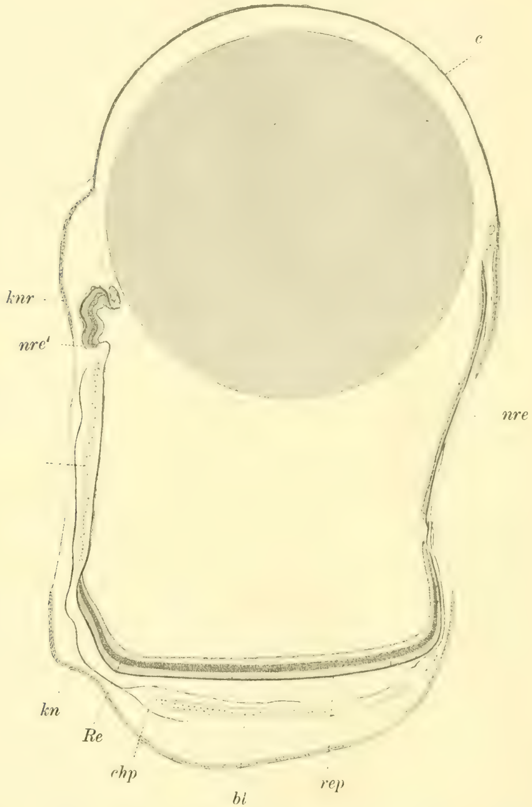


Fig. 24. Schnitt durch das Auge von *Opisthoproctus soleatus*. Vergr. 20. (Nach Brauer.) *nre* = Nebenretina, *nre'* = „Fenster" (s. Text).

Vergrößerung der Linse und Pupille hat in ähnlicher Weise, wie es beim Fernrohre der Fall ist, entsprechende Zunahme der Lichtstärke des Netzhautbildes zur Folge. Dieser Vorteil wird aber nur durch verschiedene Nachteile erkauft. Nähme die Netzhautfläche in gleichem Maße zu wie die Linse, so müßte das Auge einen sehr großen, in anderen Beziehungen nachteiligen Umfang erreichen. Die

Trichterform des Eulenauges ist, wie LEUCKART (1876) hervorhob und neuerdings FRANZ (1907) betont, wesentlich ein Mittel zur Verringerung von Masse und Gewicht; es wird gewissermaßen zur Ersparnis auf die umfangreichen Seitenteile der Netzhaut verzichtet. Dies hat natürlich eine entsprechende Einschränkung des Gesichtsfeldes zur Folge, und es ist interessant, zu sehen, auf wie verschiedenen Wegen dieser Nachteil im Vogel- und im Fischauge ausgeglichen wird. Einer Erhöhung der Beweglichkeit des Auges steht seine starke Abweichung von der Kugelform entgegen, und in der Tat finden wir die äußeren Augenmuskeln bei Teleskopaugen wie im Eulenauge nur schwach entwickelt und die Bulbi nur wenig beweglich. Bei der Eule hat sich dafür eine überraschende Beweglichkeit des Kopfes ausgebildet, durch die z. B. leicht äußerst schnelle Achsendrehungen des letzteren um 180° ermöglicht werden. Auch die besondere Art der Anordnung der nasalen Teile des Ciliarkörpers bzw. der Netzhaut, auf die ich kürzlich (1912, vgl. p. 840) aufmerksam machte, dient, wie ich glaube, zur Erweiterung der temporalen Gesichtsfeldpartie (vgl. Fig. 24a, die auch eine gute Vorstellung von den anatomischen Einzelheiten des ganzen vorderen Bulbusabschnittes gibt).

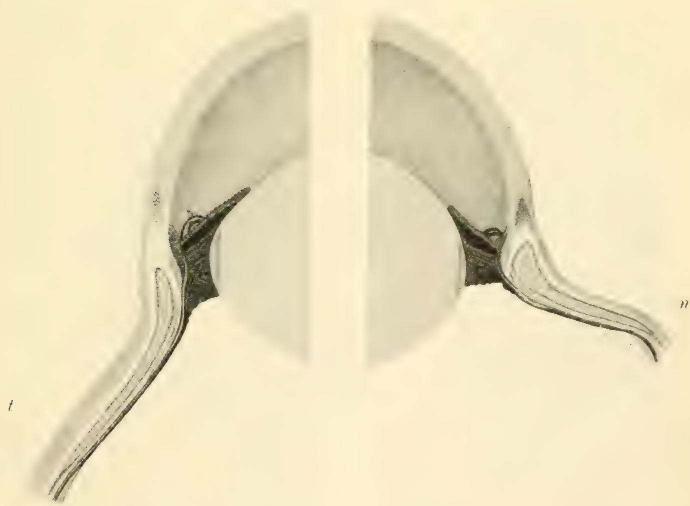


Fig. 24a. Vorderer Abschnitt des Eulenauges *(Otus)*. Der Anordnung des Ciliarringes auf der nasalen Seite (*n*) entspricht eine Erweiterung der temporalen Gesichtsfeldpartien.

Bei den Teleskopfischen wird eine für das Tier wertvolle Erweiterung des Gesichtsfeldes durch die von BRAUER zuerst erkannte Einrichtung der „Nebenretina“ herbeigeführt. Diese reicht, zum Unterschiede von der den Augenhintergrund einnehmenden „Hauptretina“, bis nahe zur Pupille, steht also fast in unmittelbarer Berührung mit der Linse (Fig. 24 *nre*). Ihre Stäbchen sind kürzer, dicker und

weniger zahlreich als die der Hauptnetzhaut, ihre Ausbildung und die Art ihrer Verbindung mit letzterer zeigen bei verschiedenen Arten große Verschiedenheiten.

Ist schon durch diese Bildung einer Nebenretina dicht hinter der Linse die Möglichkeit „exzentrischen" Sehens (wohl etwa ähnlich wie mit den periphersten Teilen der menschlichen Netzhaut) gegeben, so begegnen wir bei 5 Gattungen von Teleskopfischen noch einer besonderen Differenzierung darin, daß in der Hülle des Auges ein „Fenster" gebildet ist, in dem das Pigment fehlt oder durch das die Netzhaut nach außen vorgebuchtet wird. Bei 3 von diesen 5 Arten liegt das Fenster nahe dem Pupillenrande und die Oeffnung ist so nach außen gerichtet, daß leicht durch dasselbe Licht von außen dringen kann und die Stäbchen nicht durch die Linse, sondern direkt (also in einer der normalen entgegengesetzten Richtung) trifft (Fig. 24 *nre'*).

Pütter (1908) wollte auch diese Fenster, ebenso wie die aphakischen Räume vieler Teleosteeraugen und das Tapetum (s. d.), als Einrichtung zur Nebenbelichtung deuten. Da eine solche Auffassung, wie ich früher zeigte, von irrigen physiologischen Voraussetzungen ausgeht, dürfen wir von einer eingehenderen Erörterung derselben absehen.

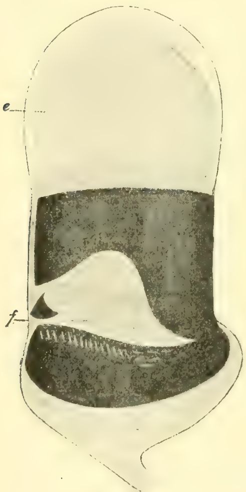


Fig. 25.

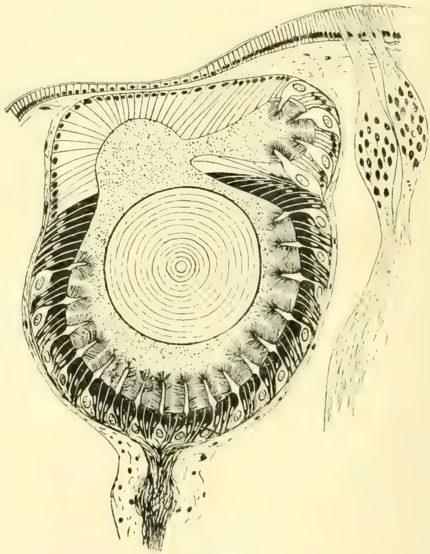


Fig. 26.

Fig. 25. Auge von *Pterotrachea coronata* mit dem Fenster *f* (nach Hesse), Vergr. 20 f.
Fig. 26. Auge von *Limax maximus* mit Nebenretina (nach Hesse).

Chun (1903) fand bei 2 Tiefseecephalopoden (*Amphitretus* und *Vampyroteuthis*) Teleskopaugen, die nach Brauer ähnlich wie die Eulenaugen aufzufassen sind und von einer Nebenretina nichts erkennen lassen.

Funktionell gehören wohl auch die von Hesse (vgl. 1908) beschriebenen Fenster in den Augenhüllen von Heteropoden (*Carinaria* und *Pterotrachea*) hierher

(vgl. Fig. 25); die den Fenstern gegenüberliegenden Zellen wären demgemäß als Nebenretina zu deuten, ebenso eine Zellgruppe, die BERANECK (1893) im Alciopidenauge nachwies. Seine Angabe wurde durch DEMOLL (1909) bestätigt, der an diesen Zellen Stiftchen, Kappe und Verbindung mit Nervenfasern nachwies.

Angesichts des großen Interesses, das die Entstehung derartiger Bildungen bei voneinander so verschiedenen Augentypen haben muß, möge noch ein Schnitt durch ein Schneckenauge (*Limax maximus*) Platz finden (Fig. 26). Man sieht vor der Linse im nicht pigmentierten Teile der Augenblasenwand eine sackartige Ausstülpung, die mit einer glaskörperartigen Masse ausgefüllt ist. Sie enthält 10—15 pigmentlose, typisch ausgebildete Sehzellen mit Stäbchen, die nach HESSE (1902) zweifellos auch die Funktion der Lichtrezeption haben und offenbar so, wie die vorher besprochene Nebenretina, eine wesentliche Erweiterung des Gesichtsfeldes herbeizuführen geeignet sind. Eine ähnliche, doch weniger ausgesprochene Bildung fand HESSE in den Stirnaugen von *Vespa crabro*.

Ferner sei hier ein bei Denticeten beschriebenes Gebilde erwähnt, das PÜTTER (1903) als Sinnesorgan deutet. Er fand es bei einem erwachsenen *Hyperoodon rostratus*, ferner in der Anlage bei 4 Embryonen von Weißwalen; bei ersterem lag es hinter dem Iriswinkel in der unteren Bulbushälfte und zeigte eine besondere, von der der Netzhautstäbchen verschiedene Form des Sinnesepithels. PÜTTER meint, das Gebilde habe die Funktion, „die Schwankungen des hydrostatischen Druckes beim Tauchen in die Tiefe in Nervenerregung umzusetzen“ und sieht in dem Auftreten desselben und der BRAUERschen Nebenretina eine Konvergenzerscheinung. —

Einer eigentümlichen Anpassung an das Bedürfnis, in Luft und unter Wasser zu sehen, begegnen wir in dem Auge von *Anableps tetrophthalmus*. Der Fisch soll so schwimmen, daß die oberen Teile beider Augen sich eben über dem Wasserspiegel, dagegen die unteren unter Wasser befinden. Da also die obere Netzhauthälfte von den Gegenständen unter Wasser, die untere aber von den in Luft befindlichen ihre Bilder bekommt, müssen natürlich in beiden Augenteilen wesentlich verschiedene dioptrische Bedingungen erfüllt sein. Genauere Untersuchungen hierüber sind mir nicht bekannt geworden. —

Durch die ganze Wirbeltierreihe finden wir die Netzhaut sehr gleichförmig derart angeordnet, daß einander benachbarte Teile der perzipierenden Schicht nicht in wesentlich verschiedenen Ebenen liegen. Eine überraschende, bisher vereinzelt gebliebene Ausnahme von diesem Verhalten hat kürzlich KOLMER (1909, 1910) für das Auge der Macrochiropteren (*Pteropus medius*, fliegender Hund) nachgewiesen: die Aderhaut (deren äußerste Schichten sich so wie sonst beim Säuger verhalten) zeigt hier ihren mittleren Lagen entsprechend eine eigentümliche Schicht von Kegelbildungen, deren innere Oberfläche von der Choriocapillaris überzogen wird. Die im Querschnitte kreisrunden Kegel werden von stark pigmentierten Stromazellen gebildet, die ungefähr konzentrisch um ein zentrales Gefäß liegen, welches, aus größeren Aesten der Art. cil. post. hervorgehend, in streng radialer Richtung verläuft und an seiner netzhautwärts gerichteten Spitze in eine lange, schmale, weit in die Netzhautschicht hineinragende Kapillarschlinge übergeht. Die Basen der Kegel stehen dicht beieinander, ihre Höhe beträgt ca. 100 $\mu\mu$, infolgedessen erscheint die äußere Oberfläche der Netzhaut nicht glatt, sondern von zahlreichen Vertiefungen sehr regelmäßig eingebuchtet. Auf Sagittalschnitten zeigen dementsprechend die äußeren Netzhautschichten zackigen Verlauf, während die inneren eben erscheinen. Die (fast

ganz pigmentfreie) Lage des Pigmentepithels macht alle diese Niveauunterschiede mit. Herr Kollege Hack konnte in meinem Laboratorium Kolmers Angaben in allen Punkten bestätigen. Eine befriedigende Erklärung für die überraschende Bildung läßt sich bis jetzt nicht geben.

Es sei kurz der Frage gedacht, ob die paarigen Augen, die bis hierher ausschließlich Gegenstand unserer Betrachtung gewesen sind, als die alleinigen Vermittler der Lichtwahrnehmung bei Wirbeltieren anzusehen sind. Leydig hat bekanntlich (1872) bei den Sauriern ein augenähnliches Parietalorgan („Parietalauge") entdeckt, das seitdem wiederholt Gegenstand vorwiegend anatomischer Forschung gewesen ist. Während man dasselbe anfänglich, wesentlich im Anschlusse an Spencer (1886) und Gaupp, als rudimentäres Organ aufgefaßt hat, kam Novikoff (1907), besonders auf Grund der von ihm darin (bei *Lacerta agilis* und *Anguis fragilis*) entdeckten phototropen Pigmentwanderung und der nervösen Verbindung des Gebildes mit dem Zentralorgan, zu dem Schlusse, daß es „unzweifelhaft Beziehungen zur Rezeption von Lichtstrahlen zeigt" und „auch im erwachsenen Zustand noch als lichtempfindliches Organ funktioniert". Starke Belichtung der Organe hatte aber niemals irgendwelche Reaktion der Tiere zur Folge.

Die Parietalorgane erscheinen bei den Sauriern im wesentlichen als kleine sackartige Gebilde mit durchsichtiger Vorderwand, der Nerv tritt in die Hinterwand ein. Die distale Sackwand wird von einer netzhautartigen Membran gebildet, auf deren Querschnitt man Ganglienzellen, Nervenfasern, Pigmentzellen und die gegen das Sacklumen, also nach außen, gerichteten, lang ausgezogenen, radiär gestellten „Sehzellen" unterscheiden kann. In belichteten Augen ist das Pigment weit nach vorn, gegen das Lumen des Sackes vorgewandert, in Dunkelaugen zieht es sich so weit zurück, daß die innerste Netzhautschicht pigmentfrei wird. [Genaueres außer bei Nowikoff noch bei Gaupp (1897), Studnička (1905) und Dandy (1911).]

Unter den Fischen zeigen nur einzelne Arten Bildungen, die dem Parietalorgan der Reptilien ähnlich scheinen. v. Frisch (1911) gibt für die Pfrillen (*Phoxinus laevis*) an, daß sie „einen richtigen Scheitelfleck, wie manche Reptilien", besitzen, auch dessen Lage entspricht genau der Lage des Parietalorganes, die Stelle am Kopfe fällt schon äußerlich dadurch auf, daß sie durchscheinend ist. Belichtung oder elektrische Reizung des Scheitelflecks veranlaßt sofortige Expansion der Pigmentzellen der Pfrillenhaut, also Dunkelwerden des Tieres. Beschattung bewirkt Pigmentballung, also Hellwerden der Pfrille. „Die Annahme, daß die Pfrille ein funktionierendes Pinealorgan besitze, welches Licht perzipiert und mit dem pigmentomotorischen Apparat zu dem beschriebenen Reflex verbunden ist, stößt auf die Schwierigkeit, daß die vollständige Exstirpation des Pinealorganes nicht die vollständige Vernichtung der Reaktion auf Licht nach sich zieht; und zwar tritt auch dann noch die Reaktion nur ein, wenn man den Punkt des Gehirns belichtet, wo das Pinealorgan gesessen hatte."

G. Binokularsehen, Augenbewegungen.

Es war früher, insbesondere von JOHANNES MÜLLER (1826) und von RAMON Y CAJAL, die Meinung vertreten worden, daß ein gemeinschaftliches Gesichtsfeld, binokulares Einfachsehen und binokulare Tiefenwahrnehmung bei den Wirbeltieren mit totaler Kreuzung des Sehnerven nicht vorhanden seien. A. v. TSCHERMAK (1902) hat das Verdienst, durch umfassende Perimeterversuche für alle bisher genauer untersuchten Wirbeltiere einen, wenn auch beschränkten, dem äußersten temporalen Netzhautsegmente entsprechenden binokularen Gesichtsraum nachgewiesen zu haben. Einen solchen zeigen also auch die Wirbeltiere mit totaler Kreuzung des Sehnerven, und v. TSCHERMAK hält es wohl mit Recht für wahrscheinlich, daß diesen auch ein wirkliches stereoskopisches Sehen zukommt und daß bei ihnen die Netzhäute in ähnlicher Weise korrespondieren, wie es beim Menschen der Fall ist. Andere Autoren, wie HARRIS, nehmen an, die Tiere mit totaler Sehnervenkreuzung sähen zwar binokular, aber nicht plastisch. Bei vielen Vögeln soll jener dem Binokularsehen dienende temporale Netzhautbezirk durch das Vorhandensein einer zweiten, sogenannten Fovea lateralis ausgezeichnet sein, die zuerst von HEINRICH MÜLLER beschrieben, später insbesondere von CHIEVITZ (1889) untersucht wurde. FRITSCH (1911) dagegen bestreitet nachdrücklich das Vorkommen zweier Foveae im Vogelauge. Bei Tiefseefischen hat BRAUER (1908) eine tiefe Fovea lateralis für *Bathytroctes* und *Platytroctes* nachgewiesen.

Experimente bzw. Beobachtungen über stereoskopisches Sehen bei Wirbeltieren liegen nur in geringer Zahl vor. BERLIN (1891) hat auf die feine Tiefenwahrnehmung hingewiesen, die z. B. Gemsen und andere größere Säuger nach der Art ihrer Sprungbewegungen besitzen müssen, und die wohl durch ihren großen Augenabstand besonders begünstigt werde; auch gibt er an, es sei bei Pferden nach Verlust oder Verdecken eines Auges die Sicherheit in der Beurteilung der Weite eines zu nehmenden Hindernisses beeinträchtigt. Nach v. TSCHERMAK kann hierfür bei langsamer Erblindung und nach längerer Zeit durch Auswertung von Anhaltspunkten für einäugige Tiefenauslegung eine gewisse Kompensation eintreten.

Auf die feine Tiefenlokalisation der Vögel hat in neuerer Zeit gleichfalls v. TSCHERMAK hingewiesen. Er bestimmte beim Huhn die „Pickhöhe" zu 4,5 cm, d. h. das Tier zieht zum Picken den Kopf bis zu diesem Abstande zurück, in dem nach v. TSCHERMAK die Abbildung des fixierten Kornes bereits auf beiden Augen zugleich erfolgt. Schon JOH. MÜLLER bemerkte, daß die Tiere beim Picken den Hals verschieden weit zurückziehen, um die Gegenstände mit beiden Augen zusammen sehen zu können.

Die biologische Bedeutung eines binokularen Gesichtsraumes für Fische scheint mir in der Anordnung der Teleskopaugen eindringlich zum Ausdrucke zu kommen, indem diese hier (wie auch bei den oben erwähnten Cephalopodenarten) stets so gestellt sind, daß die bei den anderen Fischen vorwiegend seitlich gerichteten Hauptachsen der Augen angenähert parallel zueinander nach vorn gerichtet sind, so daß auch hier die vor dem Tiere gelegenen Gegenstände in gewissen Grenzen binokular wahrgenommen werden können. Auch bei den Augen von *Periophthalmus*, die in so eigentümlicher Weise nach oben aus dem Kopfe hervortreten (vgl. p. 792), läßt sich das Vor-

handensein eines ansehnlichen binokularen Gesichtsraumes leicht nachweisen.

Unsere Kenntnisse über willkürliche bzw. durch optische Reize ausgelöste Augenbewegungen bei Wirbeltieren sind noch verhältnismäßig dürftig und bieten relativ wenig von allgemeinerem Interesse. Bei Fischen sind die Augenbewegungen in verschiedenem Grade entwickelt. Wiedersheim gab an, sie seien „nie bedeutend“, Tschermak (1911) schreibt, „die Fische zeigten eine so gut wie vollständige Starrheit der Augenstellung“. „Ein Fisch läßt nur kurz, ehe er eine plötzliche Wendung im Schwimmen ausführt, für einen Moment seine beiden Augen nach der intendierten Bewegungsrichtung hin zucken.“ Anders lauten die Angaben Beers (1894, vgl. p. 839). Für *Rhomboidichthys podas* gibt er an, dieser Fisch könne seine Augen „fast wie eine Schnecke einziehen und vorstrecken“. Sehr ausgebildete Retraktionsbewegungen beschreibt Beer auch für *Lophius*, *Uranoscopus* und mehrere Pleuronectiden; Drehbewegungen der Augen fand er vorzüglich entwickelt bei *Serranus*, bei den Syngnathiden, den Blenniiden und besonders bei den Labriden. „Die Fische der beiden letztgenannten Arten sehen einen direkt an, ohne sich sonst zu bewegen. Das Blickfeld der Labriden dürfte größer sein, als das des Menschen; ihre Augenmuskeln sind mächtig entwickelt.“ Beer hebt ferner den „Mangel an Koordination zwischen den Bewegungen beider Augen hervor, wie er bisher meines Wissens bloß dem Chamäleon und dem *Hippocampus* zugeschrieben wurde“. Die Angaben Beers über die verhältnismäßig ausgiebige Beweglichkeit der Augen vieler Fischarten und die Unabhängigkeit der Bewegungen beider Augen voneinander kann ich nach zahlreichen eigenen Beobachtungen bestätigen. Letztere zeigt sich besonders schön bei *Periophthalmus*, der häufig nur eines von seinen stark vorragenden Augen einzieht.

Den Retraktionsbewegungen der Augen begegnen wir auch in den übrigen Wirbeltierklassen, bei vielen Säugern zeigen sie sich stark entwickelt; sie erfolgen durch Kontraktion eines besonderen „Retractor bulbi“, der im allgemeinen in seiner Entstehung mit dem Rectus externus zusammenhängt und auch vom Abducens innerviert wird (Gegenbaur).

Bei den Reptilien fand ich „spontane“ Augenbewegungen in nicht ganz kleinem Umfange. Während dieselben beim Chamäleon im allgemeinen als ganz unkoordiniert bezeichnet werden, erwähnt Harris hier das Auftreten symmetrischer Konvergenzbewegungen bei der Nahrungsaufnahme. Im Hinblicke auf diese widersprechenden Angaben verfolgte ich durch einige Zeit die Augenbewegungen des Chamäleons. Ich fand dieselben vollständig unkoordiniert, eines geht nach vorn, während das andere sich weit nach rückwärts dreht usw. Bei den fortgesetzten lebhaften Augenbewegungen dieser Tiere kommt es dann wohl auch einmal vor, daß das rechte und linke Auge angenähert gleichzeitig sich nach vorn bewegen, ohne daß dies als zwangmäßig koordinierte Bewegung aufgefaßt werden könnte.

Für die Vögel gibt v. Tschermak an, daß sie „höchstens ganz kleine spontane Aenderungen ihrer Augenstellung erkennen lassen“. Wie die sehr beschränkte Beweglichkeit und das verkleinerte Gesichtsfeld des Eulenauges zu Steigerung der Beweglichkeit des Kopfes geführt hat, wurde schon oben (p. 755) erwähnt.

Unter den Säugern vermögen (nach v. TSCHERMAK, 1911) „Affen, Raubsäuger, speziell Hunde, in erheblichem Grade, Huftiere, speziell Pferde, und unter den Wiederkäuern die Ziege in recht bescheidenem Ausmaße ihre Augen aus der Grundstellung zur Konvergenz, d. h. zu Divergenzminderung zu bringen, wenn ein nahes oder sich näherndes Objekt ihre Aufmerksamkeit erweckt. So folgt ein Pferd binokular bis auf ein oder eineinhalb Meter, erst bei stärkerer Annäherung wendet es den Kopf seitlich und schaut mit bloß einem Auge (DREXLER)." Sowohl diese spontanen als die durch Reizung der entsprechenden Stellen der Hirnrinde ausgelösten Bewegungen beider Augen sind auch schon bei neugeborenen Tieren (ähnlich wie beim Menschen) einander assoziiert, auch wenn die Sehnerven total gekreuzt sind. —

Eine wesentlich andere Art von Augenbewegungen, der wir gleichfalls in der ganzen Wirbeltierreihe begegnen, wird nicht durch optische Reize, sondern durch einen interessanten Reflexvorgang ausgelöst, der mit dem Labyrinth zusammenhängt. Aufgabe dieser Bewegungen ist es, die Augen möglichst in der Lage zu erhalten, die sie bei der Grundstellung einnehmen, bei welcher, wie schon JOH. MÜLLER zeigte und in neuerer Zeit insbesondere A. v. TSCHERMAK hervorhob, die beiden Binokularbezirke zugleich auf unendliche Entfernung eingestellt sind. In solcher Weise kommen in allen Wirbeltierklassen bei Hebung bzw. Senkung des Kopfes kompensatorische Raddrehungen von zum Teile beträchtlichem Umfange zustande.

NAGEL (1896) fand z. B. für Fische (Barbe) bei Senkung des Kopfes solche um 20°, bei Hebung um 10°, noch umfangreichere beim Hecht. Bei Amphibien maß er Raddrehungen im Betrage von 20°, bei Reptilien solche von 40°. Am ausgiebigsten sind sie beim Kaninchen, wo sie bis zu 100° betragen sollen.

Auf dem angedeuteten reflektorischen Wege kommen außer den eben besprochenen Raddrehungen auch noch andere Augenbewegungen zustande. LEE (1892) und A. v. TSCHERMAK zeigten, daß ein Fisch, den man außerhalb des Wassers auf die Seite legt, „das nach oben gerichtete Auge ebenso stark senkt, als er das nach unten gerichtete Auge hebt". („Vertikaldivergenz".) Auch diesen Erscheinungen begegnen wir in der ganzen Wirbeltierreihe.

Eine eigentümliche kompensatorische Augenbewegung bei Fischen beschreibt LYON (1901): Wird der Kopf unbewegt gehalten und der Schwanz z. B. nach rechts gedreht, so dreht sich das rechte Auge nach vorn, das linke nach hinten; die Augen bleiben in dieser Stellung, solange der Körper gebogen bleibt. In früheren Untersuchungen (1899) hatte LYON den Einfluß der Blendung auf die kompensatorischen Augenbewegungen untersucht und bei Wirbeltieren letztere auch nach der Blendung erhalten gefunden; im Lichte sollen sie ausgiebiger sein als in der Dunkelheit.

Weitere nicht durch optische Reize ausgelöste Augenbewegungen sind jene, die für den Menschen vor allem durch die Untersuchungen von BREUER und MACH (1875) bekannt geworden sind. Ersterer zeigte, daß Drehung des Kopfes auch bei geschlossenen Lidern und bei Blinden Augenbewegungen zur Folge hat. BREUER und vor allem J. R. EWALD (1892) haben das Verdienst, die einschlägigen Verhältnisse zuerst an Tieren verfolgt und die Abhängigkeit dieser Augenbewegungen von Erregungen des Labyrinthes nachgewiesen zu haben. (Ueber entsprechende Bewegungen und deren Regulation bei Krebsen s. weiter unten.)

LEE (1892) fand, daß bei Fischen Durchschneidung eines Acusticus dauernde Falschstellung der Augen und Flossen, Krümmung des Körpers nach der operierten

Seite und die Tendenz, sich mehr oder weniger nach dieser abwärts zu neigen, zur Folge hat; beim Schwimmen erfolgen oft Rollbewegungen nach der operierten Seite.

II. Das Sehorgan der Wirbellosen.

Unsere Kenntnisse vom optischen Empfangsapparate bei Wirbellosen verdanken den schönen Untersuchungen von Hesse (1896—1902, vgl. 1908) wesentliche Förderung und Klärung. So große Mannigfaltigkeit die histologische Gestaltung des nervösen Apparates im einzelnen zeigt, überall finden wir als hauptsächlichsten, allen gemeinsamen Bestandteil die Sehzellen, die sich als sogenannte primäre Sinneszellen darstellen, das sind solche, bei welchen die Nervenfaser mit der Zelle, von der sie einen Fortsatz bildet, in kontinuierlichem Zusammenhange steht. Die Sehzelle trägt zahlreiche zur Zelloberfläche senkrechte „Stiftchen", die auf dem Schnitte als „Stiftchensaum" erscheinen; aus jedem Stiftchen geht eine als Neurofibrille aufzufassende Faser durch den Zellleib in den Nervenfortsatz. Die Stiftchen sind demnach als besonders differenzierte Neurofibrillenenden aufzufassen. Derartigen Sehzellen mit Stiftchensaum begegnen wir in mannigfachen, hier nicht zu besprechenden Variationen bei zahlreichen Wirbellosen. Die Stäbchen und Rhabdomere in den Sehzellen der Arthropoden, deren erste Kenntnis wir den vortrefflichen Untersuchungen Grenachers (1879) verdanken, sind nach Hesse als Stiftchensaum aufzufassen, „deren Stiftchen oft zu einem einheitlichen Stab von nahezu cuticularer Konsistenz verbacken sind" (vgl. z. B. Fig. 27). Bei anderen Wirbellosen finden wir nur ganz wenige, bei *Pecten*, ähnlich auch bei Alciopiden und Cephalopoden, nur eine einzige Neurofibrille in einer Sehzelle.

Die Stiftchensäume, die Hesse wohl mit Recht als die Aufnahmeorgane für den Lichtreiz ansieht, fehlen fast nur in den Sehzellen der Oligochäten, also der Regenwürmer und ihrer Verwandten, und in jenen der Salpen; hier vermutet er in den von ihm beschriebenen Phaosomen (s. p. 690) ein Analogon der umgebildeten Neurofibrillenenden. Für manche Seeigel wird nach v. Uexküll angenommen, daß die Reizaufnahme durch die ganze Körperoberfläche erfolge, wobei dem dort nachgewiesenen roten Farbstoffe (s. p. 737) die Rolle eines Transformators zugeschrieben wird.

1. Facettenauge.

Die Besprechung aller der mannigfaltigen Sehorgane bei Wirbellosen kann hier schon deshalb nicht unsere Aufgabe sein, weil für viele von ihnen fast nur anatomische Daten vorliegen. Dagegen erheischt das Facettenauge, das auch physiologisch in vielen Beziehungen besonderes Interesse bietet, eingehendere Erörterung.

Im zusammengesetzten Arthropodenauge sind (Hesse) die 7—8 Sehzellen so angeordnet, daß ihre rezipierenden Enden der Ocellenachse zugekehrt sind und sich meist zu einem einheitlichen axialen Rhabdom aneinander legen. Bei Reizung des Rhabdoms werden daher alle Sehzellen des Facettengliedes in gleicher Weise gereizt, die Facettenglieder vermögen also trotz der zahlreichen Sehzellen nur einen Reiz auf einmal aufzunehmen, nicht mehrere nebeneinander. Hesse läßt unentschieden, ob diese Vielzahl von Sehzellen nur historisch begründet ist, oder ob der Reizerfolg durch die große Zahl

reizaufnehmender Zellen gesteigert wird, oder ob endlich die verschiedenen Sehzellen auf Licht von verschiedenen Wellenlängen abgestimmt sind.

Die phylogenetische Entwicklung des Komplexauges der Arthropoden erscheint übersichtlicher und leichter verständlich als jene des Wirbeltierauges: Während bei letzterem Uebergangsformen zwischen dem primitiven Becherauge des *Amphioxus* und dem ausgebildeten Craniotenauge fehlen, begegnen wir bei Krebsen und Insekten zahlreichen Bildungen, die den Uebergang von einer einzelnen lichtaufnehmenden Sehzelle zu dem hochentwickelten Komplexauge veranschaulichen: die Einzelaugen gewisser Insektenarten stellen eine Grundform dar, aus der die so mannigfach verschiedenen Bildungen hervorgehen können, welchen wir bei vielen anderen Arten begegnen; so zeigte GRENACHER zuerst, wie das Komplexauge (Facettenauge) durch Häufung der Einzelaugen entstanden sein könne, während andererseits Vermehrung der Sehzellen allein zu der z. B. bei Insekten verbreiteten eigentümlichen Bildung der Stirnaugen (s. u.) geführt hat. Einfache Linsenocellen (= Einzelaugen) stellen die meist in vier Paaren vorhandenen Augen der Spinnen sowie jene der Raupen und anderer Insektenlarven dar; bei verschiedenen Arten von Myriapoden nimmt die Zahl der Einzelocelle zu, bei *Scutigera* kommt es so zur Bildung eines zusammengesetzten Auges (HESSE).

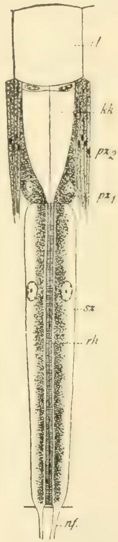


Fig. 27. Facettenglied eines Appositionsauges (nach HESSE).

Dioptrik. Von den bisher bekannten Tatsachen über die Dioptrik des Facettenauges sind folgende wohl die interessantesten.

Fig. 27 nach HESSE zeigt ein einzelnes Facettenglied eines zusammengesetzten Insektenauges, wie wir es vorwiegend bei Taginsekten finden. Die durch die Hornhautlinse (*cl*) und die Kristallkegel (*kk*) gesammelten Strahlen treffen am proximalen Ende der Kegel auf das den optischen Empfänger bildende Rhabdom (*rh*) der Sehzellen (*sz*). Die den Kristallkegel umschließenden Pigmentzellen *pz* absorbieren hauptsächlich schräg einfallende Strahlen mehr oder weniger vollständig, so daß das Rhabdom vorwiegend von jenen Strahlen getroffen wird, die die Hornhaut angenähert senkrecht oder unter verhältnismäßig spitzem Winkel treffen.

Der Kristallkegel zeigt bei verschiedenen Arten verschiedene Beschaffenheit. Vielfach findet man ihn einfach aus 4 Zellen mit hellem Plasma gebildet, seltener ist neben diesen Zellen eine sekretartige Masse vorhanden. GRENACHER spricht danach von „akonen" und „pseudokonen" Augen, zum Unterschiede von den „eukonen", bei welchen der Zellinhalt in eine lichtbrechende Substanz verwandelt und dadurch zu einem wirklichen Kristallkegel umgebildet ist.

Im Komplexauge finden wir eine große Zahl solcher Facettenglieder derart aneinander gelagert, daß eine durch alle Kegelspitzen gelegte Ebene einen mehr oder weniger großen Teil einer (nicht ganz

regelmäßigen) Kugeloberfläche bildet; in den verschiedenen, den einzelnen Kegelspitzen entsprechenden Punkten dieser Fläche vereinigen sich jeweils vorwiegend diejenigen Strahlen, die von den angenähert in der Richtung der betreffenden Kegelachse gelegenen Teilen der Außenwelt auf das zugehörige Facettenglied gelangen. Diese Punkte bilden also zusammen ein aufrechtes verkleinertes Netzhautbild.

Wir verdanken Johannes Müller (1826) die erste zutreffende Darstellung der einschlägigen Verhältnisse. Da sie auch heute für einen großen Teil der Komplexaugen noch unverändert zu Recht besteht, möge sie mit Müllers eigenen Worten hier Platz finden.

„Es kam darauf an, das von einzelnen Punkten der Gegenstände ausgehende, die kugelige Retina von allerseits beleuchtende Licht auf dieser letztern wieder auf einzelne Punkte, wie in dem äußern Gegenstande, zu sondern und zu beschränken ... Wenn einer bestimmten Stelle der Netzhaut auch nur Licht von einer bestimmten Stelle des Objektes zukommen kann, von allen anderen Teilen der Netzhaut dieses besondere Licht ausgeschlossen wird, so ist dadurch ein Bild gegeben. Dies geschieht in den zusammengesetzten Augen der Insekten und Krebse durch die zwischen den Fasern des Sehnerven und den Facetten der Hornhaut gelegenen, mit beiden durch ihre Extremitäten verbundenen, an ihren seitlichen Wänden mit Pigment bekleideten, durchsichtigen Kegel. Jeder dieser um eine konvexe Nervenmasse peripherisch gestellten Kegel läßt nur dasjenige Licht zu der Faser des Sehnerven, mit welcher er an seiner Spitze verbunden ist, was unmittelbar durch die Achse des Kegels einfällt. Alles andere von demselben Punkte ausgehende, auf die Hornhaut schief einfallende Licht wird nicht die untere Extremität der Kegel erreichen und deshalb nicht zur Perzeption von anderen Fasern des Sehnerven kommen; es wird, schief einfallend, von den mit Pigment bekleideten Wänden der nur in der Achse durchsichtigen Kegel absorbiert werden . . . .

Je mehr nun ferner der durchsichtigen Kegel in einem Kugelabschnitte des Auges bestimmter Größe sind, um so bestimmter wird die Begrenzung des Bildes im Innern des Auges werden; dieselbe wird ebenso auch zunehmen, je länger die Kegel, oder je weniger das schief einfallende Licht bis zu den Sehfasern der seitlichen Kegel einzudringen vermag. Die Dipteren und Neuropteren, deren Augen viele tausend Facetten der Hornhaut und ihnen entsprechende Kegel haben, müssen sich vor den übrigen Insekten aus eben diesem Grunde, und nicht wegen der Größe ihrer Augen, durch ein schärferes Gesicht auszeichnen . . . .

Diese Art des Sehens ist freilich immer sehr unvollkommen und undeutlich, aber für den Lebenshaushalt der Insekten hinreichend . . . .

Die Konvexität der einzelnen Facetten der Cornea wird das in der Richtung der Achse einfallende Licht als brechendes Medium der Achse selbst zulenken und in der Tiefe des Auges zu größerer Einigung bringen. So mag es kommen, daß das den ganzen Kegel durchleuchtende Licht in der Spitze desselben, wo es die Sehfaser affiziert, punktförmig vereinigt wird, wodurch die Bestimmtheit des Bildes sehr gehoben werden muß.“

Einige Versuche, die Anschauungen von Johannes Müller durch andere zu ersetzen (Gottsche, 1852, u. a.), führten nicht zu befriedigenden Ergebnissen, während Müllers Lehre insbesondere durch Grenacher (1879) von anatomischer und durch Exner (1891) von physiologischer Seite neue Stützen erhielt. Letzterer zeigte zuerst, daß ein aufrechtes Bild, wie wir es eben für das Auge der Taginsekten kennen lernten, auch in jenem der Nachtinsekten zustande kommt, bei welchen (vgl. Fig. 28 nach Hesse) die Rhabdome nicht,

wie dort, dem zugehörigen Kristallkegel fast unmittelbar anliegen, sondern von ihm durch einen mehr oder weniger großen Zwischenraum getrennt sind. Eine größere Lichtstärke des Netzhautbildes kommt bei diesen Nachttieren nach EXNER dadurch zustande, daß von einem leuchtenden Punkte nicht nur jene Strahlen zu einem bestimmten Rhabdome gelangen, die von ersterem angenähert senkrecht auf das zugehörige Facettenglied treffen, sondern auch solche, die, von dem gleichen Punkte ausgehend, benachbarte Facettenglieder unter mehr oder weniger großem Winkel treffen, und in diesen vermöge des besonderen optischen Baues ihrer Kristallkegel („Linsenzylinder") derart abgelenkt werden, daß sie mit jenen senkrecht einfallenden Strahlen zusammen ein entsprechend lichtstärkeres (wohl aber weniger scharfes) Bild liefern. Man bezeichnet seit EXNER diese letztere Art der Bildentstehung durch Uebereinanderlagerung der von benachbarten Facettengliedern entworfenen Einzelbilder als „Superpositionsbild" zum Unterschiede von dem zuerst beschriebenen, wesentlich bei Tagtieren gefundenen „Appositionsbilde". EXNER untersuchte diese Superpositionsbilder insbesondere am Auge des (männlichen) Leuchtkäfers (*Lampyris splendidula*), das sich zur Beobachtung gut eignet, weil hier der ganze dioptrische Apparat ein zusammenhängendes Stück bildet; die von ihm entworfenen Bilder konnte EXNER in photographischen Aufnahmen festhalten.

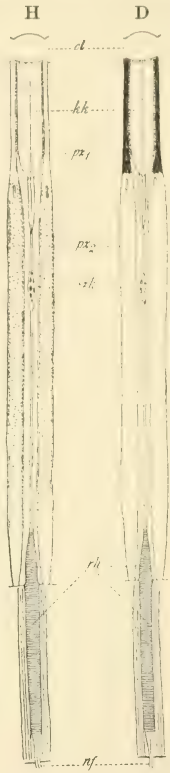


Fig. 28. Zwei Facettenglieder eines für Superpositionsbilder eingerichteten Facettenauges einer Noctuide. Das Pigment hat in H Lichtstellung, in D Dunkelstellung. *cl* Corneallinse, *kk* Kristallkegel, pz_1 Hauptpigmentzellen, pz_2 Nebenpigmentzellen, *szk* Kerne der Sehzellen, *rh* Rhabdom, *nf* Nervenfasern (Nervenfortsätze der Sehzellen).

Die vielfach übliche Bezeichnung „musivisches Sehen" für die fragliche Art der optischen Wahrnehmung ist dahin zu verstehen, daß auch hier, im Facettenauge, in wesentlich ähnlicher Weise, wie es beim Sehen des Craniotenauges der Fall ist, mosaikartig aneinander gereihte Sehelemente durch die verschiedenen Teile des vom dioptrischen Apparate erzeugten Bildes gereizt werden; hier ist es eine einzige große Linse, die ein umgekehrtes Bild entwirft, dort eine große Zahl schmaler, dicht aneinander gelagerter dioptrischer Einzelapparate, die zusammen ein aufrechtes Bild entwerfen.

Pigmentwanderung. Unter der Wirkung des Lichtes erfolgen im Facettenauge Pigmentverschiebungen, deren physikalische Wirkungen wohl zu einem großen Teile jenen des Pupillenspieles und der phototropen Pigmentwanderung im Craniotenauge verglichen werden können. Die ersten eingehenderen Untersuchungen hierüber verdanken wir EXNER.

Verhältnismäßig einfachen physiologischen Verhältnissen begegnen wir z. B. bei Nachtschmetterlingen, wo das die Kristallkegel im Dunkelauge umhüllende Pigment („Irispigment“), bei Belichtung des Auges ziemlich rasch (in ca. 1—2 Minuten, s. u.) so weit nach rückwärts wandert, daß es nun (vgl. Fig. 28 H) eine lange Pigmentröhre bildet, die seitlichen Uebertritt des Lichtes von einer Facette zur anderen hindert. Funktionell werden dadurch Superpositionsaugen in Appositionsaugen verwandelt (Exner).

Diese Pigmentverschiebungen führen zu interessanten, zum Teile schon mit bloßem Auge wahrnehmbaren Aenderungen im Aussehen der Facettenaugen, die zuerst von Leydig (1864) gesehen und in der Hauptsache richtig gedeutet, später von Kühne und insbesondere von Exner eingehender untersucht wurden. Passend belichtete Nachtschmetterlingsaugen (z. B. von Sphingiden) erscheinen leuchtend, „wie glühende Kohlen“, wenn die Tiere längere Zeit im Dunkeln gehalten worden waren, dagegen im wesentlichen gleichmäßig schwarz bei längere Zeit hell gehaltenen Tieren. Betrachtet man ein Dunkelauge mit dem Augenspiegel, so erscheint an der eben belichteten Stelle eine kreisrunde Partie bei den meisten Tieren leuchtend rot, ähnlich wie die Pupille eines Wirbeltierauges bei Spiegeluntersuchung; ein wesentlicher Unterschied von letzterer besteht aber darin, daß bei Drehung des Schmetterlingsauges diese leuchtende „Pseudopupille“ (Leydig) stets sichtbar bleibt, indem sie über die Augenoberfläche zu wandern scheint; sie pflegt von einem mehr oder weniger breiten dunklen Saume umgeben zu sein. Wird eine Stelle eines Dunkelauges längere Zeit mit dem Augenspiegel bestrahlt, so nimmt die Lichtstärke jenes leuchtenden Feldes im Verlaufe von 1—2 Minuten ab, zugleich wird es angenähert farblos, grau, und verschwindet bald vollständig, so daß jetzt nur ein schwarzer Fleck sichtbar ist. Bei einigen Exemplaren von *Sphinx ligustri*, die ich in dieser Weise mit einem mäßig lichtstarken elektrischen Augenspiegel bestrahlte, war in der Regel nach einer Minute die leuchtende Pseudopupille schon ziemlich matt rot geworden, nach 2—2½ Minuten vollständig verschwunden. Setzte ich nun das Tier ins Dunkle (im Brutschrank), so war nach 10 Minuten in den vorher schwarz erschienenen Stellen schon wieder ein helles rötliches Feld sichtbar, das zum Unterschiede von dem früher gesehenen nicht kreisförmige, sondern eine zuweilen ziemlich regelmäßig zackige Begrenzung zeigte und etwa wie ein achtstrahliger Stern erschien. (Andere Autoren finden wesentlich längere Zeiten, Exner z. B. gibt für Eulen an: „Nach meinen Erfahrungen dauert es immer eine Stunde, bis das nicht leuchtende Auge wieder leuchtend geworden ist.“ Es kommen hier wohl manche bisher noch nicht genügend gekannte Faktoren in Betracht [Temperatur, Zustand der Tiere u. a. m.].) Die Wanderung des Pigmentes ist auf die jeweils belichteten Stellen beschränkt; durch partielle Bestrahlung kann man leicht ein zum Teile schwarzes, zum Teile leuchtendes Auge erhalten.

Eine Uebereinstimmung der Pigmentverhältnisse im Facettenauge mit jenen im Wirbeltierauge zeigt sich auch darin, daß hier wie dort die Pigmentzellen nicht nachweislich mit Nervenfasern in Verbindung stehen, die phototrope Wanderung auch an den vom Körper getrennten, ja selbst an sagittal halbierten Köpfen vor sich gehen kann, und daß auch hier (v. Frisch, 1908) die Pigmentzelle durch

elektrische Reizung nicht beeinflußt wird. DEMOLL sprach sich kürzlich (1911), allerdings mit Reserve, für nervöse Auslösung der Pigmentwanderung aus.

Die Verschiebung des Irispigmentes erfolgt in einer Reihe von Fällen so, wie in den oben abgebildeten, durch Ausbreitung, in anderen durch vollständige Verlagerung des Pigmentes nach rückwärts; in wieder anderen wandert, wie z. B. EXNER für *Palaemon* nachwies, mit dem Irispigment auch das sogenannte Iristapetum nach rückwärts, das aus einer körnigen, das Licht stark reflektierenden, dem Irispigmente hornhautwärts vorgelagerten Masse besteht.

KIESEL (1894) beobachtete auch bei dauernd dunkel gehaltenen Nachtschmetterlingen Pigmentverschiebungen im Facettenauge, und faßt diese als eine den Schlaf der Tiere begleitende Erscheinung auf (vielleicht könne auch der Gesundheitszustand mitspielen). Bei Beobachtung der Pigmentverschiebungen am lebenden Tiere unter dem Mikroskop sah er Aenderungen im Aussehen der Facetten und ihrer unmittelbaren Umgebung, auf die wir hier nicht näher eingehen können.

Außer dem vorher besprochenen „Irispigment“ findet sich im Facettenauge noch eine zweite, als „Retinalpigment“ bezeichnete Pigmentlage. In den Augen der Taginsekten schließt sich dieses ohne scharfe Grenze an das hintere Ende des Irispigmentes an. Es ist besonders an den vorderen und hinteren Enden der Sehstäbe angehäuft und umhüllt vorn die Verbindung der Kristallkegel mit dem Sehstabe, hinten jene der Nerven mit demselben (EXNER). Außerdem findet sich, wie schon LEYDIG zeigte, eine bei verschiedenen Tieren verschieden große, die Nerven von außen umschließende Menge Pigment im Ganglion opticum. Die Augen der Nachtschmetterlinge zeigen (EXNER) „fast nur kurze pyramidenförmige Häufchen Pigmentes, welche mit ihrer Basis auf der Membrana fenestrata aufsitzen und mit ihren Spitzen zwischen die Sehstäbe hineinragen“.

Ueber die Lichtreaktionen des Netzhautpigmentes im Insektenauge gehen die Angaben auseinander: EXNER konnte eine mechanische Wirkung des Lichtes auf dieses hier nicht nachweisen; DEMOLL dagegen (1909) fand je nach der Belichtung deutliche Verschiedenheiten in der Pigmentmasse an der Basalmembran, aber „nur bei Tagschmetterlingen und unter diesen wieder nur bei denen, die am Waldrand, im Gebüsch oder im Walde fliegen“ (z. B. bei verschiedenen *Vanessa*-Arten, *Pieris napi* u. a., aber nicht bei *Pieris brassicae* etc.). „Die Veränderungen im Hellauge erstrecken sich in geringem Maße auf eine Umscheidung der Rhabdome durch einen schwachen, sehr unvollständigen Pigmentmantel. Besonders deutlich dagegen tritt die Anhäufung des Pigmentes distal auf der Basalmembran hervor, während bei dem Dunkelauge hier nur zerstreute Körnchen zu finden sind. Weiter beobachtet man im Hellauge, daß die Nervenbündel, die von der Retina nach dem ersten Opticusganglion hinziehen, in ihrem distalen Teil dicht von Pigment umscheidet sind, während proximal der Pigmentmantel dünner und leichter wird, im Dunkelauge dagegen finden wir das entgegengesetzte Verhältnis.“ Die Reaktionsdauer betrage hier nur 4—8 Sekunden, die Pigmentverschiebung habe den Zweck, „bei häufigem, schnellem Intensitätswechsel des Lichtes die Reizstärke gleich zu erhalten“.

Die Verschiedenheiten des anatomischen Verhaltens der Tag- und der Nachtinsektenaugen (vgl. Fig. 27 und Fig. 28) kommen auch bei der Augenspiegeluntersuchung in charakteristischer Weise zum Ausdrucke: Exner fand bei Betrachtung eines Taginsektenauges mit bloßem Auge in der Regel eine scheibenförmige schwarze „Pseudopupille" (Genaueres darüber weiter unten), und in ihrer Mitte bei Spiegeluntersuchung einen äußerst kleinen, sehr hellen rotglänzenden Fleck, der aber nur bei bestimmter Spiegelstellung gut sichtbar ist. Er verliert seine rote Farbe „schon nach einer oder doch sicher nach einigen Sekunden der intensiven Beleuchtung und wird weißlich und unscheinbar, so daß er der Beobachtung leichter entgeht". Demoll bestätigte Exners Beobachtungen (die dieser nicht zu deuten vermochte), und gab weiter an, daß der durch Belichtung verschwundene rote Fleck schon nach Verdunklung von 4—6 Sekunden wieder in vollem Umfange sichtbar sei, was er durch die eben erwähnte, von ihm beobachtete Pigmentwanderung erklärt, die hier äußerst rasch erfolge. Verschiedene Tiere verhielten sich nicht ganz gleich; von Einzelheiten sei erwähnt, daß nach Demoll z. B. bei *Melitaea athalia* bisweilen die vorderen obersten Bezirke des Auges weder Pigmentwanderung noch eine leuchtende Pseudopupille zeigen, *Pieris napi* hier wohl eine kleine leuchtende, aber farblose Pupille, doch keine Pigmentwanderung besitzt.

(Ueber die Frage nach dem Vorkommen von Sehpurpur im Facettenauge s. p. 737.)

Auch die Theorie der Entstehung der Pseudopupille ist durch Exner wesentlich geklärt worden. Er zeigte, daß im allgemeinen jene zusammengesetzten Augen Pseudopupillen zeigen, die zwischen den vorderen Anteilen ihrer Kristallkegel ein Iristapetum haben. Die Farben des letzteren sind bei verschiedenen Insekten sehr verschieden, die Pseudopupille wird um so deutlicher sichtbar, je mehr diese Farbe von Schwarz verschieden ist; in vielen Fällen, wie z. B. bei nicht leuchtenden Augen von Nachtschmetterlingen, bei *Hydrophilus*, *Dytiscus* u. a. ist daher die Pseudopupille kaum wahrzunehmen. Letztere erscheint bei sphärisch gewölbten Facettenaugen angenähert rund; da viele derartige Augen an manchen Stellen merklich von der Kugelgestalt abweichen, findet man oft mehr oder weniger unregelmäßige, nach einer Seite lang ausgezogene Pseudopupillen usw.

Die geschilderte Pseudopupille („Hauptpupille") ist bei vielen Arten noch von einem oder mehreren Kränzen von (6—12) „Nebenpupillen" umgeben, die im allgemeinen etwas größer und weniger scharf begrenzt erscheinen, als die Hauptpupille und bei Aenderung der Augenstellung des untersuchten Tieres mit der Hauptpupille ihre Lage ändern; wir verdanken auch hier Exner eine eingehende Beschreibung und Erklärung des Phänomens, das bei verschiedenen Arten mannigfach verschieden und vorwiegend bei Insekten wahrnehmbar ist. Unter den Krebsen fand er Nebenpupillen nur bei *Pagurus*, aber auch hier waren sie sehr undeutlich und nur unter den günstigsten Verhältnissen mit Sicherheit zu erkennen.

Bei Krebsen ist die phototrope Wanderung des Irispigmentes verhältnismäßig leicht zu sehen, daneben jene des Netzhautpigmentes sehr ausgesprochen; die einschlägigen Verhältnisse haben in neuerer Zeit insbesondere durch Parker (1897—1899) eine sorgfältige Bearbeitung erfahren. Die nebenstehenden Abbildungen (Fig. 29) von

Schnitten durch das Auge von *Palaemonetes vulg.* zeigen, in welcher Weise hier die Pigmentwanderung dem Lichtschutze der Rhabdome dient.

Um eine Vorstellung von den Verschiedenheiten der fraglichen Verhältnisse bei verschiedenen Krebsarten zu geben, sei noch die Pigmentwanderung bei *Gammarus ornatus* nach PARKER geschildert: Hier sind photomechanische Veränderungen weder in den akzessorischen Pigmentzellen noch in den distalen Teilen der Retinulazellen zu sehen, sondern auf das schwarze Pigment in den mittleren und proximalen Teilen der Retinulazellen beschränkt: die mittleren Teile der letzteren sind im Lichtauge stärker mit Pigment erfüllt, wodurch das Rhabdom von einer schwarzen Röhre eingescheidet erscheint. Der proximale Zellabschnitt enthält zerstreute Pigmentkörnchen, nur um den Kern sind diese reichlicher angehäuft. Im Dunkeln sind die mittleren Zellpartien fast ganz frei von Pigment, das jetzt die proximalen Teile erfüllt. Dadurch werden die um die Rhabdome gelegenen akzessorischen Pigmentzellen, die wahrscheinlich als Reflektoren wirken, für das Licht zugänglich.

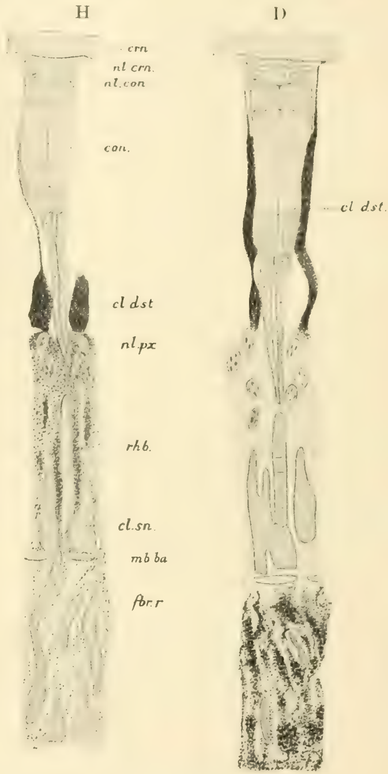


Fig. 29. Schnitt durch ein Ommatidium von *Palaemonetes vulg.* (nach PARKER). *H* Hellauge, *D* Dunkelauge, *crn* Cornealinse, *nlcrn* Kern der cornealen Hypodermiszellen, *nlcon* Kern der Kegelzellen, *con* Kristallkegel, *cldst* distale Retinulazelle, *nlpx* Kern der proximalen Retinulazelle, *rhb* Rhabdom, *clsn* Accessorische Pigmentzelle, *mbba* Basilarmembran, *fbr r* Retinalfaser.

Die phototrope Wanderung des Irispigmentes erfolgt bei Krebsen ähnlich, nur viel langsamer, wie bei den Nachtschmetterlingen. So sah v. FRISCH (1908) an mehreren Sphingiden das Leuchten bei Uebergang von Dunkel zu Hell in 1—3 Minuten schwinden, bei *Palaemon* erst binnen $^1/_2$ Stunde. Das Netzhautpigment des letzteren wanderte etwas rascher als das Irispigment und fand sich nach etwa 25 Minuten in der Hellstellung, das Irispigment erst in etwa 45 Minuten. Der Uebergang von Hell- zu Dunkelstellung dauerte bei den Schwärmern 1 Stunde, bei den Krebsen $^5/_4$—$1^1/_2$ Stunden. Bei Versuchen über die Wirkung spektraler Lichter

wurde für *Deilephila* der Uebergang von Dunkel- zur Lichtstellung am raschesten durch die kurzwelligen Strahlen herbeigeführt; elektrische und chemische Reize, strahlende Wärme, Sauerstoffmangel waren ohne sichtbare Wirkung. Versuche, zu ermitteln, ob die Wirkung des Lichtes auf Pigmentzellen eine unmittelbare oder reflektorisch durch Nerven ausgelöste sei, führten nicht zu bestimmten Ergebnissen.

Wir sahen oben, daß es bei Schmetterlingen leicht gelingt, durch partielle Belichtung lokale Lichtstellung des Pigmentes zu erzielen: Aehnliches beschrieb Parker (1897) für *Palaemonetes*; v. Frisch kam bei seinen Versuchen an Krebsen zu etwas anderen Ergebnissen: „partielle Belichtung eines Auges verteilt sich in ihrer Wirkung gleichmäßig auf das ganze Auge". Vielleicht geben die von mir erhobenen Befunde über die Fluoreszenz des Arthropodenauges (s. p. 653) Anhaltspunkte zur Lösung dieses Widerspruches: Denn infolge der Fluoreszenz können auch die perzipierenden Elemente solcher Facettenglieder durch Fluoreszenzlicht gereizt werden, bei welchen die Cornealinse nur tangential von den Strahlen der Lichtquelle selbst getroffen wird.

Tapetum. Eine weitere interessante, offenbar dem Zwecke besserer Ausnützung geringer Lichtstärken dienende Einrichtung im Facettenauge stellt die als „Tapetum des Facettenauges" bezeichnete Bildung dar. Morphologisch sind zwei wesentlich verschiedene Formen desselben zu unterscheiden, die beide wieder vorwiegend, aber nicht regelmäßig bei Dunkeltieren beobachtet werden. Die eine, als Trachealtapetum bezeichnete, zuerst von Leydig beschriebene Form findet sich nach Exner vorwiegend bei Nachtinsekten (eine Angabe von Leydig, daß diese Form auch bei Tagtieren (*Argynnis*, *Volucella*) vorkomme, soll nach Exner vielleicht einer anderen, hier sogleich zu erwähnenden Form von Tracheenenden gelten.) Sie stellt sich bei Oeffnen des Auges als glänzende Membran dar, die durch kleine lufthaltige Tracheenäste gebildet wird, welche nach Durchtritt durch die Membrana fenestrata in feine Büschel aufgelöst die unteren Enden der Sehstäbe korbförmig umhüllen und an ihnen nach vorn verlaufen.

Dicke Tracheen, die Leydig bei Tagschmetterlingen zwischen den Sehstäben fand und die „vorne in der Höhe der Kristallkegel fingerförmig endigen" haben nach Exner eine funktionell andere Bedeutung: Sie sollen nicht, wie jenes andere Tapetum, die Aufgabe haben, Licht, das bereits zum Rhabdom gelangt war, wieder zurückzuwerfen, sondern solche Strahlen, die erst auf dem Wege zum optischen Empfänger sind, durch totale Reflexion für das Sehen dienstbar machen.

Von wesentlich anderer Art ist das von Exner in den Augen der Krebse entdeckte Tapetum: an der gleichen Stelle, an der bei den Insekten die Tracheenbüschel, liegt hier eine körnige, im auffallenden Lichte gelbliche Substanz von sehr hohem Brechungsindex (>1,6), die offenbar zur Lichtreflexion dient. Die bei Belichtung eintretenden Aenderungen faßt Exner in folgenden Worten zusammen: „Bei Belichtung des Auges schiebt sich erstens zwischen das Rhabdom des Sehstabes und die Tapetummasse bei vielen Tieren schwarzes Pigment von hinten nach vorne und behindert demnach die Reflexion; auch wo dieses nicht geschieht, lagert sich zweitens die größte Masse des Pigmentes an die vorderen Enden der Sehstäbe, diese einhüllend und von ihnen das Licht abblendend. In der Regel kommt dieses Pigment aus den vordersten Lagen des Ganglion opticum."

Durch Untersuchung im ultravioletten Lichte konnte ich nachweisen, daß die körnige Substanz des Krebstapetum verhältnismäßig stark fluoresziert, und es scheint nach dem früher Mitgeteilten nicht ausgeschlossen, daß dessen lichtverstärkende Wirkung nicht nur auf Reflexion, sondern zum Teile auch auf der Umwandlung sehr kurzwelliger, violetter und ultravioletter Strahlen durch Fluoreszenz in das längerwellige, vorwiegend grünliche Licht beruht, das, wie ich zeigen konnte, auch für die bisher untersuchten Krebsaugen unter allen homogenen Lichtern den relativ größten Helligkeitswert hat. —

Das hier in großen Zügen geschilderte Verhalten des Arthropodenauges zeigt bei verschiedenen Arten mannigfache, nicht alle aufzuführende Verschiedenheiten. Nur auf einige physiologisch interessantere Punkte sei kurz eingegangen.

Es ist lange bekannt, daß die verschiedenen Teile eines und desselben Insektenauges nicht alle gleichen Bau zu zeigen brauchen: Im Wirbeltierauge finden wir die nervösen Elemente an gewissen physiologisch ausgezeichneten Stellen schmaler, dichter beieinanderstehend und dadurch zu feinerer Unterscheidung geeigneter; die Ausbildung dieser Teile erfolgt im wesentlichen unabhängig vom brechenden Apparate. Im Arthropodenauge dagegen erfolgt eine analoge feinere Ausbildung des optischen Empfangsapparates in Zusammenhang mit einer entsprechend feineren Ausbildung der den einzelnen nervösen Aufnahmegebilden zugeordneten dioptrischen Teile. Unter sonst gleichen Verhältnissen wird hier ein um so feineres Unterscheiden möglich sein, je größer die Zahl der Einzelfacetten auf einem gegebenen Kugelabschnitte ist. Diese Zahlen schwanken bei verschiedenen Arten innerhalb weiter Grenzen.

Nach älteren Zählungen von Will (1840) hat z. B. *Cicada orni* 11 600, *Sphinx atropos* 11 400, *Vanessa urticae* 4500, *Musca dom.* 4900, *Locusta viridissima* nur 2000 Facetten. Leinemann (1904) hat ausgedehnte Zählungen der Facetten an Coleopterenaugen vorgenommen. Die zahlreichsten Facetten finden sich nach ihm bei Silphiden, z. B. 30 000 bei *Necrophorus germanicus*, ferner bei Hydrophiliden (*Hydr. pic.* 17 650), die kleinste Zahl bei dem (nur 0,9 mm großen) *Trichopteryx grandicollis* mit 45 Facetten, und bei dem 2 mm großen *Bryaxis haematica* mit 32. Notthaft (1881) maß die Größe der einzelnen Facetten und fand sie zwischen 0,016 (bei *Lycaena alexis*) und 0,094 (bei *Cerambyx heros*) schwankend. (Vgl. dort auch die ältere Literatur.)

Für Individuen derselben Art fand Leinemann die Facettenaugen mit der Körpergröße wechselnd und keinen Unterschied in der Facettenzahl zwischen Männchen und Weibchen; Forel zählte für Ameisen bei Männchen 1200, bei Weibchen 800 Facetten.

Aber auch an einem und demselben Facettenauge zeigen die einzelnen Facettenglieder in den verschiedenen Teilen oft wesentlich verschiedene Größe; als bekanntes Beispiel erwähne ich das Libellenauge, wo die nach oben gerichtete Augenhälfte verhältnismäßig große, farbige, die nach vorn und unten gerichtete viel kleinere braune oder schwarze Facetten zeigt. Nach Exner soll hier der obere Teil des Auges zum Erkennen von Bewegungen geeigneter sein, der untere mehr zum Nahesehen dienen.

Durch weitere Differenzierung kommt es in einer Reihe von Fällen zu mehr oder weniger deutlicher Sonderung beider Hälften eines Auges, die bei manchen Arten, wie z. B. bei dem Amphipoden

Phronima, zur Bildung jederseits zweier voneinander getrennter Augen führt, so daß die Tiere 4 Augen zu besitzen scheinen. Die Facettenglieder des oberen Auges sind hier um das 9-fache länger als die des unteren.

Chun (1896) hat in schönen Untersuchungen insbesondere für Schizopoden (aber auch für andere Kruster) gezeigt, daß pelagische Tiefseekrebse vielfach derartige Augenformen in verschiedenen Graden der Entwicklung zeigen; Fig. 30 zeigt ein solches Auge von *Stylocheiron mastigophorum.* Stets findet sich am „Frontauge" eine beträchtliche Verlängerung der Facettenglieder, das Seitenauge kann vollständig schwinden. Solche Umbildungen finden sich nur bei pelagisch lebenden Tiefseekrebsen, während die am Meeresboden lebenden gleiche Augenformen zeigen, wie die Oberflächenkrebse. Dagegen findet sich bei allen Tiefseekrebsen Rückbildung einer der beiden Pigmentlagen, in der Regel des Netzhautpigmentes.

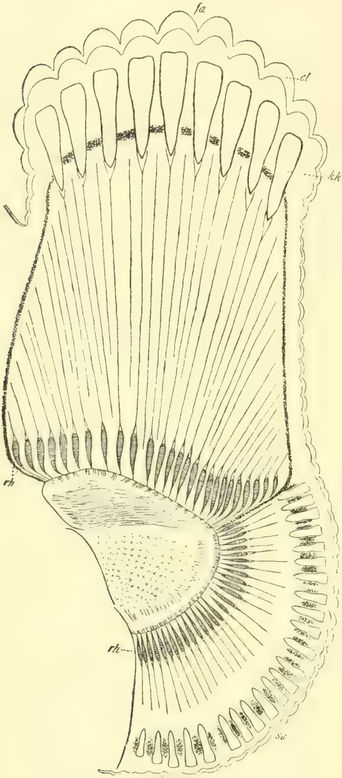


Fig. 30. Facettenauge des Tiefseeschizopoden *Stylocheiron* (nach Chun). *fa* Frontauge, *sa* Seitenauge, *cl* Cornealinse, *kk* Kristallkegel, *rh* Rhabdom.

Unter den Insekten beschrieb Zimmer (1898) bei männlichen Ephemeriden (*Cloë*) eine (schon von Réaumur gekannte) interessante Sonderung der Augen in Seitenaugen, die im wesentlichen den Typus des Taginsekten- bzw. Appositionsauges zeigen, und in schwächer gewölbte Frontaugen, die hinsichtlich der Pigmentwanderung und des großen Abstandes der Rhabdome von den Kristallkegeln die Merkmale des Nachtinsekten- bzw. Dunkelauges zeigen. Die Bildung dieser letzteren Augenformen nur bei den Männchen von *Cloë* hängt nach Zimmer mit der Art der Begattung zusammen, die am Abend in der Weise stattfindet, daß die an Zahl überwiegenden Männchen von unten her an die Weibchen heranfliegen, also in der Richtung nach oben besonders deutlich sehen müssen. Die anderen Ephemeridengattungen zeigen nur Appositionsbilder; dagegen finden sich geteilte Augen noch z. B. bei *Potamanthus* (s. Fig. 31) unter den Ephemeriden, auch sonst sind sie unter Insekten nicht selten (z. B. bei *Ascalaphus, Bibio*, *Callomyia* u. a.). Bei *Mantis religiosa* liegen

die längsten und wenigst divergenten Facettenglieder nach der Seite und unten.

Das von Claus (1870) u. A. eingehend beschriebene *Phronima*-Auge zeigt eine besondere optische Eigentümlichkeit darin, daß die birnförmigen Kristallkegel des Frontauges in einen langen, feinen Faden übergehen, der das Licht (ähnlich wie es z. B. in Glasstäben geschieht) durch totale Reflexion zu den relativ weit entfernten Sehstäben hinleitet.

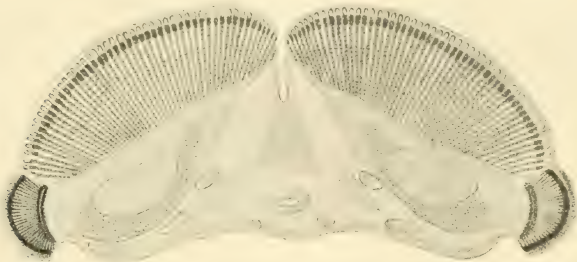


Fig. 31. Geteilte Augen des Männchen von *Potamanthus brunneus* (nach Zimmer).

Einer etwas anderen Art der Zweiteilung eines Auges begegnen wir beim Taumelkäfer (*Gyrinus natator*), der an der Wasseroberfläche so schwimmt, daß die obere Augenhälfte dem Luftsehen, die untere, unter der Wasseroberfläche gelegene, dem Wassersehen dient; funktionell sind also die Verhältnisse hier ähnlich jenen, die wir im Craniotenauge bei *Anableps tetrophthalmus* (vgl. p. 757) antreffen.

Von den Krusteraugen mögen noch jene der Coricaeiden (*Sapphirina, Corycaeus, Copilia*) Erwähnung finden, die neben ihrem kleinen unpaaren Zyklopenauge noch zwei verhältnismäßig große Seitenaugen besitzen; sie entsprechen je einem Einzelauge des Facettenauges und reichen z. B. bei *Corycaeus* von der Stirn bis in die vorderen Abdominalsegmente. Für *Copilia*, deren Augen von Grenacher u. A. genauer beschrieben wurden, ergibt sich im wesentlichen folgendes: den vordersten Teil des Auges bildet die verhältnismäßig große Linse, der hintere, weit entfernte und mit ihr durch feine Aufhängebänder verbundene Teil wird von einem Kristallkegel gebildet, der dem pigmentierten, knieförmig gebogenen Sehstabe aufsitzt (vgl. Fig. 32). Exner (1891) fand, daß dieser durch einen Muskel in lebhafte Bewegungen versetzt wird und nimmt danach an, daß *Copilia* mit diesem ihrem einzigen Netzhautelemente die verschiedenen Stellen des von der Linse entworfenen Bildes abtastet; die zur Wahrnehmung des Bildes führenden Regungen würden hier nicht nebeneinander, sondern nacheinander vermittelt.

Ocelle. Weiter haben wir hier jener merkwürdigen, als Stirnocelle oder Stemmata bezeichneten Bildungen zu gedenken, die bei vielen Insekten und Krebsen (s. u.) als drei kleine, in Dreiecksform angeordnete dunkle Punkte in der Mitte zwischen den Facettenaugen sichtbar sind. Die Funktion dieser Stirnocelle ist noch nicht genügend geklärt. Réaumur lackierte (1735) die Ocelle bzw. die ganze

hintere Seite des Kopfes von Bienen und setzte diese in der Nähe ihres Stockes in Freiheit: „Keine wußte den Stock zu finden oder schien ihn zu suchen, sie sind nicht weiter geflogen . . . Auch schienen sie das Fliegen nicht schwer zu nehmen. Aber ich habe unter ihnen keine gesehen, die sich in die Luft erhoben hätte, wie es diejenigen tun, deren Netzaugen lackiert worden sind.“ Im Gegensatze hierzu stimmen Forel, v. Buttel-Reepen, Hesse und andere neuere Forscher darin überein, daß die Stirnocelle „für das Wegfinden der Bienen entbehrlich sind“. Bei Versuchen Hesses (1908) fanden Bienen mit geschwärzten Stirnocellen in der Regel ihren Weg zum Stocke wieder, dagegen keine von jenen, deren Facettenaugen geschwärzt worden waren. Ueber die Einzelheiten des Verhaltens der Insekten mit gefirnißten Facettenaugen bestehen Meinungsverschiedenheiten zwischen Plateau und Forel (vgl. p. 718, 1910), auf die hier nicht einzugehen ist.

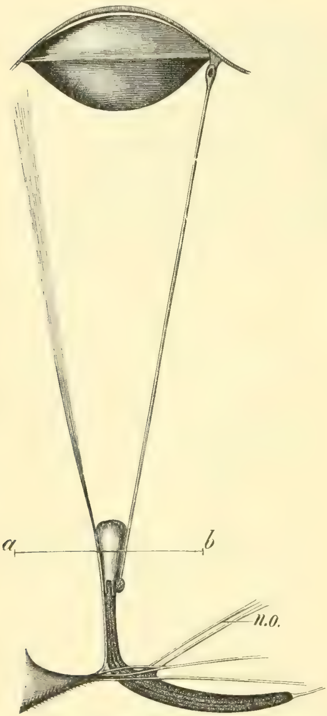


Fig. 32. Auge von *Copilia* nach einer unter Benutzung der Clausschen Abbildung von Exner hergestellten Zeichnung. *ab* Bildebene, *no* Nervus opticus.

Abgesehen von den Geradflüglern im engeren Sinne kommen nach Hesse die Stirnocelle nur fliegenden Insekten (wenn auch nicht allen) zu. Bei einer und derselben Art, z. B. Ameisen, besitzen die geflügelten Individuen Ocelle, nicht aber die ungeflügelten, ihr Vorkommen stehe demnach mit der Flugbewegung in einem gewissen Zusammenhange.

Forel äußert sich dahin, daß die Stirnocelle solcher Insekten, die im übrigen gutes Sehvermögen durch Facettenaugen haben, dazu dienen, „in einer relativ dunklen Umgebung das Licht sowie auch nahe vor ihnen stattfindende Bewegungen zu unterscheiden“. Er stützt seine Vermutung darauf, daß Insekten mit relativ deutlichem Sehvermögen sehr lange und sehr schmale Kristallkegel besitzen, was wegen des großen Lichtverlustes sehr intensives Licht erfordere. Man finde die Frontocelle bei solchen Insekten, die einerseits ein scharfes Sehvermögen brauchen, weil sie zum Teil ein Luftleben führen, andererseits sich im Halbdunkel zurechtfinden müssen, weil sie mehr oder minder dunkle Nester bewohnen. Die Rolle der Ocelle bleibe eine sehr bescheidene, „denn im Halbdunkel in oder auf der Erde sind es stets die Fühler, denen das Führeramt hauptsächlich obliegt.“

Auch Hesse ist der Meinung, daß die Stirnocelle wegen ihrer großen Linsen

verhältnismäßig lichtstarke Netzhautbilder geben und dementsprechend für Sehen bei schwachem Lichte geeigneter seien, als Facettenaugen; doch spreche gegen FORELS Annahme, daß Ocelle vielfach bei Insekten vorkommen, die, wie Libellen und Fliegen, im Halbdunkel nicht zu sehen brauchen. Gegen die gelegentlich geäußerte Vermutung PLATEAUS, daß die Stirnocelle nur rudimentäre Organe ohne nennenswerte Funktion seien, wendet sich HESSE, dem LINK (1908) sich anschließt, mit dem Hinweise auf ihren Bau und die große Mannigfaltigkeit ihrer Einrichtungen, meint aber gleichfalls, daß sie hinter den Facettenaugen an Bedeutung zurückstehen.

Während man die Ocelle vielfach als besonders geeignet zum Sehen in der Nähe auffaßt, meint HESSE im Gegenteil, sie seien besser als die Facettenaugen zur Wahrnehmung von Einzelheiten entfernter Gegenstände geeignet. Seine Vermutung, die Stirnocelle könnten bei „Orientierung über die jeweilige Körperhaltung beim Fluge und damit zur Erhaltung des Gleichgewichtes" eine Rolle spielen, ließe sich vielleicht durch Ausschaltversuche bei geeigneten Tierarten prüfen.

Stirnocelle finden sich nicht nur bei Insekten, sondern auch bei vielen Krebsen. Während sie hier bei den meisten Arten am erwachsenen Tiere neben den Facettenaugen gefunden werden, bilden sie bei den Copepoden auch am Erwachsenen (ebenso wie bei den *Nauplius*-Larven) das einzige Sehorgan. Auch für diese, nur mit Ocellen sehende Tiere (verschiedene Copepodenarten) konnte ich den Nachweis führen, daß deren Erregbarkeit durch Licht in ähnlicher oder gleicher Weise von der Wellenlänge abhängt, wie es bei den Facettenaugen verschiedener Krebse der Fall ist.

Spinnen. Die Augen der Spinnen liegen in der Regel zu 3 oder 4 Paaren (in mannigfach wechselnder Anordnung) am vorderen Ende des Cephalothorax. Der oft erhebliche Glanz dieser Augen bei gewöhnlicher Betrachtung ist wohl wesentlich durch das auch hier vorhandene Retinaltapetum bedingt; die verhältnismäßig große Linse zeigt bei Bestrahlung mit ultraviolettem Lichte lebhafte Fluoreszenz. BERTKAU (1886) teilt die Augen der Spinnen in Hauptaugen, das sind die beiden mittleren, und Nebenaugen, das sind die drei anderen Paare. Letztere sind im allgemeinen vollkommener gebaut als die Hauptaugen, am vollkommensten bei Lycosiden und Thomisiden; BERTKAU meint, sie befähigen, nach der Zahl der Stäbchen zu urteilen, das Tier zu einem ungemein scharfen Sehen in bestimmter Entfernung. Damit stehen die interessanten Versuche PECKHAMS (1894, vgl. p. 714) in Einklang, wonach manche Spinnen ihre Artgenossen auf 25—30 cm und mehr sehen und erkennen; gewisse Springspinnen springen von der einen Hand des Beobachters auf die andere, wenn diese in verschiedenen Versuchen immer weiter entfernt wird, bis sie schließlich 20 cm von der ersten entfernt ist. (Danach muß hier wohl auch die Fähigkeit zu einer gewissen Entfernungsschätzung vorhanden sein.) Der vor ihnen in einiger Entfernung bewegten Hand folgen normale Springspinnen mit entsprechenden Bewegungen ihres Cephalothorax. Werden ihnen die Augen geschwärzt, so nehmen sie ihre Weibchen nicht mehr wahr und unterlassen die Tänze, die sie sonst vor jenen aufführen. (FOREL hingegen gibt gerade für Springspinnen an, daß sie sehr schlecht sähen.)

Im allgemeinen liegt bei Spinnen der optische Empfangsapparat

in den vorderen Mittelaugen verhältnismäßig nahe an der Linse, woraus geschlossen wird, daß diese für größere Entfernung eingestellt seien, während die Seitenaugen, bei welchen der Abstand der Sehzellen von der Linse größer ist, als für die Nähe eingestellt betrachtet werden. Eine solche Annahme kann natürlich nur unter der Voraussetzung genau gleicher Linsenwölbungen in beiden Augen zutreffen. Bei der Kleinheit der Augen können geringfügige Wölbungsdifferenzen, die sich der Wahrnehmung mit unseren bisherigen Methoden noch entziehen, hier von ausschlaggebender Bedeutung sein.

Sehschärfe. Die Frage nach der Sehschärfe des Facettenauges, speziell bei Insekten, wird, wie folgende Beispiele zeigen mögen, sehr verschieden beantwortet. (Ich übergehe die älteren, als unhaltbar erkannten Angaben von Notthaft [1881] u. a.)

Exner (1891) war auf Grund seiner photographischen Aufnahmen des im *Lampyris*-Auge entworfenen Bildes zu dem Schlusse gekommen, daß hier „in der Ausdrucksweise der Ophthalmologen das Netzhautbild einer Sehschärfe von $^{6}/_{400}$—$^{6}/_{500}$ Snellen entspräche“, „nach dem Baue der Augen ist kaum daran zu zweifeln, daß andere Insekten und Krebse mit Superpositionsbildern sehr viel schärfere Netzhautbilder haben“.

Nach Pütter (1908) soll unter gewissen theoretischen Voraussetzungen (auf die wir hier nicht einzugehen haben), eine Biene „in 1 mm Entfernung Gegenstände von 8 μ erkennen, „also eine Leistung vollbringen, zu der wir ein Mikroskop gebrauchen“, ihre „spezifische Sehschärfe“ sei der des Menschen um das 172fache überlegen. Best (1911), der darauf hinweist, daß Pütters Berechnung physikalisch nicht einwandfrei ist, geht vom Auflösungsvermögen des Insektenauges aus, das für das Nahesehen der doppelten Facettengröße entspreche; er kommt so zu dem Ergebnisse, daß das Insektenauge vor allem in der Nähe, in der das Linsenauge überhaupt versagt, eine hohe Sehschärfe habe. „Scharfsichtige Insekten (manche Libellen und Schmetterlinge [Windenschwärmer], auch noch Bienen) sehen in 1 cm so gut wie der Mensch in 1 m.“ Die Schärfe der Bilder sei für Ferne wie für Nähe annähernd gleich, möglicherweise für die Ferne eine Spur schlechter. Best betont aber, daß die von ihm gegebenen Daten „für die Insekten nur unter der allerdings sehr wahrscheinlichen Annahme gelten, daß nicht mehrere Einzelommata zusammen einer Empfindung entsprechen, daß jedes Einzelomma seine isolierte Leitung“ habe.

Ich verzichte auf weitere Angaben, da es nur sehr bedingten Wert haben kann, auf Grund der bisher vorliegenden anatomischen und physikalischen Daten Betrachtungen über die mögliche Sehschärfe der Komplexaugen anzustellen.

Wenn wir beim Menschenauge von Sehschärfe schlechtweg sprechen, meinen wir, falls nicht ausdrücklich Einschränkungen gemacht werden, die maximale Sehschärfe des normalen Auges in seinem fovealen Bezirke. Auch für das Facettenauge hat die Kenntnis der Leistung eines beliebigen, vielleicht funktionell minderwertigen Bezirkes natürlich viel weniger Interesse für uns, als jene der funktionell ausgezeichnetesten Stellen. Ueber letztere fehlen uns noch genügende Kenntnisse, doch ist schon aus der verschiedenen Größe der Einzelommata zu schließen, daß die verschiedenen Teile eines Insektenauges nicht alle funktionell gleichwertig sind.

Für das Menschenauge verdanken wir EWALD HERING den fundamental wichtigen Nachweis, daß die hier trotz nicht sehr scharfer objektiver Netzhautbilder verhältnismäßig große Distinktionsfähigkeit wesentlich durch die physiologischen Umstände der Wechselwirkung der Sehfeldstellen bzw. den Einfluß des Nebenkontrastes ermöglicht ist. Es fehlt uns bisher jede Kenntnis darüber, ob der nervöse Apparat im Komplexauge der Arthropoden ähnliche physiologische Eigenschaften besitzt, ob er in den erwähnten Beziehungen dem Menschenauge nachsteht oder überlegen ist usw., und auch darum werden uns Betrachtungen über den möglichen Grad der Sehschärfe solcher Augen wenig fördern können. Die von manchen Autoren gemachte Annahme einer besonderen „Bewegungssehschärfe“ scheint mir physiologisch nicht genügend begründet, jedenfalls zunächst entbehrlich.

Sehen wir zu, ob die Beobachtung des Verhaltens der lebenden Tiere uns vielleicht bessere Grundlagen zur Beantwortung der Frage nach ihrer Sehschärfe geben kann.

PLATEAU schloß aus seinen Versuchen, daß Tagschmetterlinge und Libellen die Bewegungen eines großen Gegenstandes nur bis zu einer Entfernung von 2 m zu sehen vermögen, FOREL dagegen meint, daß diese Arthropoden Vorgängen, die sich weiter entfernt abspielen, keine große Aufmerksamkeit schenken, ist aber sicher, durch seine Bewegungen die Aufmerksamkeit von Schmetterlingen etc. häufig aus einer Entfernung von mehreren Metern erregt zu haben (von Bienen z. B. durch Schwenken eines Taschentuches aus 3 m Entfernung). Indessen gibt FOREL zu, daß die meisten Insekten sehr kleine Gegenstände nicht wahrzunehmen vermögen und daß ihr Gesichtssinn, besonders wenn es sich um größere Entfernungen handle, bei weitem nicht so scharf sei, wie der unsere. (Lit. vgl. p. 718, FOREL 1910.)

PLATEAU stellte mit einem aus vertikalen Scheidewänden zusammengestellten „Labyrinth“ und mit weitmaschigen Netzen Versuche an, aus welchen er schloß, daß die von ihm untersuchten Wespen etc., die gegen die Netze flogen, keine Formen sehen. FOREL gibt jenen Versuchen eine andere, wie mir scheint, richtigere Deutung; er selbst schließt aus seinen Beobachtungen, daß Insekten die Umrisse und Formen der Dinge mehr oder minder undeutlich sehen, „und zwar um so undeutlicher, je kleiner die Zahl der Facetten, je kürzer der Glaskörper, je weiter entfernt oder je kleiner der Gegenstand ist. Insekten mit größeren Augen und mehreren tausend Facetten vermögen ziemlich scharf die Formen zu erkennen“. „Ein sehr deutliches Sehen ist bei den allerwenigsten Insekten vorhanden.“ Mit Recht betont FOREL, daß einer Wespe die Fähigkeit, Formen zu sehen, nicht abgesprochen werden dürfe, wie es PLATEAU wollte, weil sie aus einem Meter Entfernung auf einen in der Wand eingeschlagenen Nagelkopf stürzt, den sie für eine Fliege hält. FOREL beobachtete, wie eine Wespe, der er auf einem Tische getötete Fliegen vorlegte, diese nacheinander wegholte, ebenso Spinnen und Insekten von nicht zu verschiedener Größe. Viel größere und viel kleinere Insekten beachtete sie dagegen nicht.

Mit welcher Schärfe manche Insekten auch verhältnismäßig kleine, fast punktförmige Objekte unter bestimmten Bedingungen sehen können, möge eine Beobachtung zeigen, die vielleicht, in passender Weise systematisch verfolgt, zur Klärung der uns beschäftigenden Fragen führen kann. Ich fütterte an sonnigen Tagen junge Forellen an einer seeartigen Erweiterung eines Gebirgsbaches, indem ich kleine Insekten (Ameisen, Culiciden u. a.) auf den hier unbewegten Wasser-

spiegel warf. In dem Augenblicke, wo diese Tierchen die Wasseroberfläche berührten, schossen jedesmal aus einem gegenüberliegenden Erlenbusche, aus ca. 2—3 m Entfernung, einige größere Fliegen in gerader Linie nach den kleinen Objekten auf dem Wasserspiegel. (Einen Teil davon trugen sie fort, andere ließen sie, nachdem sie sie genauer untersucht hatten, liegen.) Ich halte es wohl für möglich, daß man bei planmäßigen Versuchen in der angedeuteten Weise — plötzliches Sichtbarmachen kleinster Punkte — etwas der „Punktsehschärfe" beim Menschen Entsprechendes auch bei diesen Arthropoden wird ermitteln können.

Auch an Raupen stellte Plateau Versuche an und zwar in der Weise, daß er solchen Tieren, die bis an das Ende eines horizontalen Stäbchens gekrochen waren, einen vertikalen Zweig von 30 cm Höhe und 5 cm Dicke näherte und den Augenblick ermittelte, wo die Raupe deutlich und unzweifelhaft Versuche machte, den Ast zu erreichen. Dies geschah durchschnittlich erst bei $^1/_2$—2 cm Abstand, während das Tier sich größeren Gegenständen, wie dem Körper des Beobachters, schon bei 40 cm Abstand zuwandte. Forel, der sich gegen Plateaus Schlußfolgerungen aus den angeführten Versuchen wendet, glaubt, daß Raupen „etwas weniger undeutlich aus naher Entfernung als aus weiter sehen, worin sie den anderen Arthropoden, besonders denen mit einfachen Augen gleichen".

Demoll (1909) beobachtete bei *Squilla* noch deutliche Fixierbewegungen der Augen, wenn er bei diffusem Lichte unter Wasser eine schwarze Kugel von 12 mm Durchmesser in einem Abstande von 80 cm von dem Tiere mäßig bewegte. Doflein (1910) berichtet über interessante Versuche an dekapoden Krebsen, die kleinen, vor ihrem Aquarium bewegten Gegenständen mit ihren eigenen Bewegungen folgen. Bei *Galathea* geschieht dies mit der auf der entsprechenden Seite befindlichen äußeren Antenne: Ueber $1^1/_2$ m entfernte Gegenstände riefen, selbst wenn sie sehr groß waren, keine Reaktion mehr hervor. Kleine weiße Blättchen von 2 qcm Größe lösten Antennenbewegungen aus ca. 40 cm Abstand aus, $^1/_2$ qcm große nur aus ca. 10 cm Entfernung.

Endlich seien die Ausschaltversuche Forels an Ameisen kurz erwähnt, um an einem weiteren Beispiele zu zeigen, wie verwickelt die hier zu lösenden Fragen sind. Für *Camponotus ligniperdus* hatte Forel früher gefunden, daß Tiere mit geschwärzten Augen ihren Weg zum Neste eben so gut zurückfinden, wie normale. Später fand er bei analogen Versuchen an *Formica pratensis*, daß hier der Gesichtssinn eine größere Rolle spiele, und daß der Verlust desselben „sie außerordentlich behindert, falls man sie nur weit genug von ihrem Neste entfernt". Doch aber fand er auch hier, daß „ohne Antennen die Ameisen ganz verloren sind, ohne Augen finden sie noch so ziemlich ihren Weg, vorausgesetzt, daß die ihnen gestellte Aufgabe keine zu schwierige ist". „Völlig blinde *Eciton, Aenictus* und *Dorylus*-Arten finden sich mit Hilfe ihrer Fühler allein vortrefflich und rasch auf große Entfernungen zurecht."

Im Hinblicke auf einige unzutreffende Angaben aus den letzten Jahren sei hier noch die Frage nach der Bedeutung der Beugung des Lichtes für das Sehen des Cranioten- und des Facettenauges kurz erörtert.

Es ist bekannt, daß die von einem leuchtenden Punkte ausgehenden Lichtstrahlen an den Rändern der Pupille eine Ablenkung durch Beugung erfahren, in deren Folge selbst bei aberrationsfreien Systemen der Objektpunkt nicht wieder als Punkt, sondern als kleine helle Scheibe („Beugungsaureole") abgebildet wird; sie ist von einer Anzahl konzentrischer Ringe umgeben, deren Helligkeit und gegenseitiger Abstand nach der Peripherie hin rasch abnimmt. Schon SCHWERD hat (1835) zur Berechnung des Durchmessers dieser Scheiben die Formel angegeben: $D = 2{,}44 \frac{\lambda f}{p}$, worin λ die Wellenlänge des benützten Lichtes, p den Pupillendurchmesser und f den Abstand der Pupille von der Netzhaut bedeutet (den wir für das reduzierte Auge der hinteren Brennweite gleichsetzen können). Für Licht von der mittleren Wellenlänge von 500 $\mu\mu$ beträgt der Durchmesser des Beugungsscheibchens im menschlichen Auge:

bei 4 mm Durchmesser = 0,0061 mm
„ 2 „ „ = 0,0122 „

Die Angaben über die Durchmesser der Zapfen in der menschlichen Fovea schwanken zwischen 2—2,5 μ und 4,5—5,4 μ. FRITSCH gibt (1908) nach Bestimmungen an den Augen von Europäern und anderen Kulturrassen Werte von 1,5—6 μ an. Schon bei der mittleren Pupillenweite von 4 mm muß danach allein infolge der Beugung in einem von sphärischer und chromatischer Aberration freien Auge das Netzhautbild eines leuchtenden Punktes noch größer sein als ein Zapfenquerschnitt, selbst wenn wir die größten der angeführten Werte für die Zapfen zugrunde legen; sind aber die kleineren Werte richtig, so hat das Beugungsbild einen Durchmesser, der jenem von 2—3 oder noch mehr Zapfen entspricht. Danach ist die Angabe PÜTTERS zu berichtigen, daß „die absolute Größe des Beugungsbildchens nicht größer als das Außenglied eines Zapfens der Fovea ist".

Bei anderen Wirbeltieren finden wir vielfach wesentlich engere Pupillen als beim Menschen, zum Teile solche von nur 1 mm Durchmesser oder noch weniger; es sind dies aber im allgemeinen auch wesentlich kleinere Augen mit entsprechend kurzer Brennweite, so daß im großen und ganzen die Werte für D in der SCHWERDschen Formel auch für andere Wirbeltiere wahrscheinlich (genauere Bestimmungen der hinteren Brennweiten fehlen) keine wesentlich anderen sein dürften, als ceteris paribus für das Menschenauge. Für dieses ist es vom physikalischen Standpunkte vollständig ausgeschlossen, daß von einem leuchtenden Objektpunkte ein Bild von der Größe eines Zapfenquerschnittes auf der Netzhaut zustande kommt, wenn man auch die lichtschwächeren Teile des Beugungsbildchens und die chromatische Aberration in Betracht zieht; im wesentlichen das gleiche gilt wohl auch für die meisten anderen Wirbeltieraugen, wenn auch hier vielfach größere Zapfendurchmesser gefunden werden, als im menschlichen Auge; zu vergleichender Betrachtung dürften natürlich auch bei den Tieraugen nur die Werte für die Elemente an der Stelle des schärfsten Sehens herangezogen werden.

PÜTTER (1908) meint die Anschauungen über die Bedeutung der Beugung für die Sehschärfe des Wirbeltierauges ohne weiteres auch auf das Arthropodenauge anwenden zu können. Mit Recht hat aber schon

Demoll (1910) darauf hingewiesen, daß dies irrig ist, da es sich ja nach unseren heutigen Anschauungen im Facettenauge (zunächst im Appositionsauge) nicht um das Zustandekommen eines Bildes, wie im Wirbeltierauge, sondern im wesentlichen um die Weiterleitung der Lichtstrahlen von einer Facette zum zugehörigen Rhabdom handelt. Die Beugung kommt also für die Sehschärfe hier nicht wesentlich in Betracht. (Analoges gilt, wie Demoll gleichfalls zeigte, auch für das Superpositionsauge.)

Binoculares Sehen. Ueber das zweiäugige Sehen mit Facettenaugen sind unsere Kenntnisse noch sehr lückenhaft. Demoll (1909) stellte an Schmetterlingen ähnliche Untersuchungen an, wie sie v. Tschermak früher für die Vögel vorgenommen hatte (s. p. 759). Er bestimmte mittels des Augenspiegels bei Schmetterlingen die Größe des binokularen Sehfeldes und seinen Abstand vom Vorderende des Kopfes und fand, daß bei allen untersuchten Tieren der normal ausgestreckte Rüssel zu einem Drittel bis zu einem Viertel seiner Länge noch in den binokularen Sehraum zu liegen kommt. Er vermutet, insbesondere auf Grund des Verhaltens fliegender und sich niederlassen der Schmetterlinge, daß auch sie die Fähigkeit der Entfernungswahrnehmung besitzen, und hält es für wahrscheinlich, daß das stereoskopische Sehen durch analoge Vorgänge vermittelt wird, wie bei uns. Die Möglichkeit scheint mir nicht ausgeschlossen, über diese Fragen etwa durch Ausschalten eines Auges bei passenden Insekten einigen Aufschluß zu bekommen: ist beim Niederlassen der Tiere auf Blumen, Stengel etc. die stereoskopische Tiefenwahrnehmung von wesentlicher Bedeutung, so werden sich solche Tiere mit einseitig ausgeschalteten Augen vielleicht merklich unsicherer verhalten als normale.

Augenbewegungen. Ueber Bewegungen von Facettenaugen liegen interessante Beobachtungen insbesondere an Krebsen vor, bei welchen ja die Augen zum Teile auf langen, leicht beweglichen Stielen sitzend gefunden werden. Wir haben schon im ersten Teile an verschiedenen Beispielen gesehen, in welcher Weise Augenbewegungen durch Belichtung ausgelöst werden können. (So bei *Daphnia, Podopsis, Squilla* u. a).

Eine eingehende Analyse der Augenbewegungen bei *Squilla* verdanken wir Demoll (1909). Die ausführliche Wiedergabe der etwas verwickelten Verhältnisse ist hier nicht am Platze, nur die allgemein physiologisch bemerkenswerte Beobachtung sei erwähnt, daß Demoll bei Annähern einer schwarzen Papierkugel Konvergenzbewegungen beider Augenstiele eintreten sah; wurde ein Auge durch Verdecken mit schwarzem Lack ausgeschaltet, so machte auch dieses häufig Reflexbewegungen, die jenen des anderen symmetrisch waren.

Weiter ist physiologisch von großem Interesse, daß auch bei solchen Krebsen, ähnlich, wie wir es oben (p. 761) für das Wirbeltierauge besprochen haben, Aenderungen der Körperstellung Kompensationsbewegungen der Augen zur Folge haben. Diese reflektorischen Augenbewegungen sind insbesondere durch die von Kreidl (1893) aufgedeckten Beziehungen zum Otolithenapparate von besonderem Interesse: Letzterer besteht bekanntlich aus einem mit dem umgebenden Wasser in offener Verbindung stehenden Bläschen, dessen

innere Oberfläche feinste Haare trägt; bei manchen Krebsen liegen auf den Härchen kleine „Otolithen“, die die Krebse bei jeder Häutung aus ihnen eben zur Verfügung stehendem Material neu herstellen. Kreidl bot den Tieren fein verteiltes Eisen und brachte sie dazu, daß sie dieses statt der Otolithen in die Säckchen brachten; näherte er nun einen Magneten, so drehten die Tiere den Körper nach einer und gleichzeitig die Augen nach der entgegengesetzten Seite.

Bei Rotation des Körpers auftretende Kompensationsbewegungen der Augen beschrieb Fröhlich (1904) für *Penaeus*; Zerstörung einer Statocyste setzte die kompensatorischen Augenbewegungen derselben Seite auf ein Minimum herab. Bei *Carcinus maenas* dagegen soll nach Bethe jede Statocyste hauptsächlich auf das Auge der Gegenseite wirken. Demoll fand für *Squilla*, daß die Kompensationsbewegungen in genau gleicher Weise, wie bei normalen, auch bei solchen Krebsen erfolgen, deren Augen durch Lackieren ausgeschaltet sind. (Eine entgegengesetzt lautende Angabe Bethes glaubt er auf Beobachtungsfehler zurückführen zu können.) Solche kompensatorische Augenbewegungen finden sich auch bei Wirbellosen ohne Otocysten, z. B. Insekten, wo sie nach Lyon (1899) aufhören sollen, wenn die Tiere geblendet werden.

Die Augenbewegungen bei Krebsen ohne Otolithen wurden unter Anderen von Clark (1894) und Bethe (1897) studiert. Auch hier fand sich weitgehende Aehnlichkeit mit den Verhältnissen beim Wirbeltiere insofern, als die Augen bei passiven Drehungen des Körpers vielfach entsprechende Kompensationsbewegungen von zum Teile beträchtlichem Umfange machen; sie erfolgen z. B. bei Drehung um die Querachse nach Bethe in einem Umfange von 75—95°. Auch bei Drehung um die Längsachse erfolgen Augenbewegungen in entgegengesetzter Richtung und gleichzeitig Rotationen um die Augenachse selbst. (Die Versuche von Clark wurden an *Gelasimus pugilator* und an *Platyonychus ocellatus* vorgenommen.)

Auf der Drehscheibe beobachtet man einen kleinschlägigen Nystagmus, den Bethe bei *Carcinus* auch während der gewöhnlichen Seitwärtsbewegungen des Tieres auftreten sah. Diese Kompensationsbewegungen sind an das Vorhandensein der Otocysten gebunden und hören nach deren Entfernung auf, dagegen werden die Augenbewegungen beim aktiven Laufen dadurch nicht beeinflußt. Einseitige Otocystenentfernung hat nach Bethe Herabsetzung der Kompensationsbewegungen im gekreuzten Auge zur Folge.

2. Andere Augenformen.

Für die Bildung von Einsenkungen an den die Sehorgane tragenden Stellen der Körperoberfläche mag wohl der dadurch gegebene relative Schutz der empfindlichen Elemente wesentlich mitbestimmend sein; andererseits gibt die so herbeigeführte Vergrößerung der Oberfläche die Möglichkeit zu einer Vermehrung der nervösen Elemente innerhalb eines bestimmten Hautbezirkes. Dieses durch eine zunächst ziemlich flache Einsenkung charakterisierte Stadium pflegt man als „epitheliales Pigmentbecherocell“ zu bezeichnen. Durch Vertiefung und Ausdehnung wird aus der Grube allmählich eine sackartige Bildung mit verhältnismäßig kleiner Oeffnung; unter den Mollusken zeigen z. B. *Haliotis* und *Nautilus* (s. p. 789) eine solche Form des Sehorgans, die physikalisch im wesentlichen dem Typus der sogenannten Lochkamera entspricht: auch ohne Linse kommt ein umgekehrtes Bild zustande, das um so schärfer, aber um so lichtschwächer wird, je enger die Oeffnung des Säckchens ist; die Schärfe des Bildes ist für verschieden weit entfernte Gegenstände angenähert gleich groß.

Ist die Sehgrube, wie bei *Haliotis*, mit Sekretmasse gefüllt, so kann letztere, wenn Index und Durchsichtigkeit genügend groß sind, bei passend konvexer Außenbegrenzung schon eine Linsenwirkung herbeiführen. Bei anderen Mollusken kommt es zur Bildung typischer, mehr oder weniger regelmäßig geformter Linsen und damit eines Sehorgans, das dioptrisch dem Craniotenauge ähnlich ist und mit ihm insbesondere auch die verhältnismäßig beträchtliche Lichtstärke des Netzhautbildes teilt, welche durch die relative Größe der Linse ermöglicht wird. So entsteht unter den Molluskenaugen das höchstentwickelte bei den höheren Cephalopoden, das in vieler Beziehung so überraschende Aehnlichkeit mit jenem der Wirbeltiere zeigt. —

Wir können hier selbstverständlich nicht alle Formen von Sehorganen besprechen, welchen wir bei Wirbellosen begegnen; nur einige wenige Beispiele seien angeführt, um zu zeigen, wie auch bei anderen Tierarten als den Arthropoden aus den primitiven, nur der Wahrnehmung von Helligkeitsunterschieden dienenden Sehorganen verschiedene Formen zusammengesetzter Augen sich entwickelt haben.

Sehr gut läßt sich solches nach Hesse (1908) an den verschiedenen epithelialen Sehorganen auf den Kiemen der Röhrenwürmer verfolgen: Die einfachsten Formen stellen (z. B. bei *Vermilia*) lockere Reihen divergierender Ocelle dar, die bei anderen Arten (*Protula*) sich zu dichteren Gruppen zusammenschließen, bei wieder anderen „enggeschlossene Verbände bilden, in denen sich die Ocelle dicht aneinanderlegen". Noch größere Komplexe solcher Art finden sich bei *Branchiomma*, „die Einzelocelle sind kegelförmig, die Kegelbasis nach außen gekehrt. Bei enger Zusammenordnung ergibt sich damit von selbst eine gleichmäßige Divergenz ihrer Achsen". „Dicht unter der Cuticula liegt in jeder Sehzelle eine etwa plankonvexe Linse; diese bewirkt wahrscheinlich, daß alle ganz oder nahezu in der Achsenrichtung auf die Oberfläche des Ocellus auffallenden Strahlen auf den rezipierenden Stiftchensaum vereinigt werden, daß dagegen die schräg einfallenden Strahlen eine Ablenkung gegen den Pigmentmantel erleiden." Auch bei diesen Würmern kommt also auf dem angedeuteten Wege ein im Prinzip ähnlich wirkendes Sehorgan zustande, wie das Facettenauge der Arthropoden.

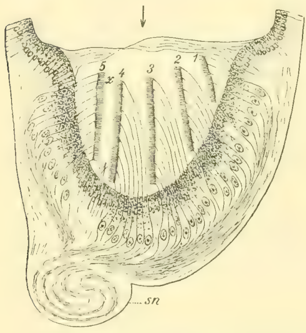


Fig. 32a. Querschnitt durch die Retina von *Pterotrachea mutica* (nach Hesse). *1—5* erste bis fünfte Gruppe von Sehzellen mit ihrem Stiftchensaume, *sn* Sehnerv; der Pfeil zeigt die Richtung des Lichteinfalles.

Bei Heteropoden (*Carinaria*, *Pterotrachea*) zeigt die Netzhaut, die hier den Grund des taschenförmig gebildeten, mit einer großen Linse versehenen Auges auskleidet, eine besondere Anordnung: es sind „die Enden der Sehzellen in mehreren kantig vorspringenden Längsleisten (vgl. Fig. 32a *1—5*) angeordnet, und ihre rezipierenden Elemente liegen jedesmal in einer schmalen, langgestreckten Ebene, deren schmaler Durchmesser (*xy*) in die Richtung der Augenachse

fällt" (HESSE). Die Sehelemente stehen also (auf dem Schnitte) etwa so, wie die Zinken eines Kammes, der in seiner Längsrichtung von Licht getroffen wird. HESSE meint, auch diese Einrichtung diene dem Entfernungssehen, indem entferntere Lichtquellen die mehr nach vorn gelegenen Sehzellen, nähere dagegen gleichzeitig die weiter rückwärts gelegenen erregten. Es ist aber nicht zu vergessen, daß ein Lichtpunkt jedesmal die ganze Reihe der Sehzellen erregen muß: wenn eine oder eine kleine Gruppe von Sehzellen der Stelle entspricht, wo das Bild des Lichtpunktes am schärfsten ist, so wird gleichzeitig auf den nach vorn und nach hinten davon gelegenen Zellen ein etwas anders gestalteter Querschnitt des gebrochenen Strahlenbündels zur Abbildung kommen. —

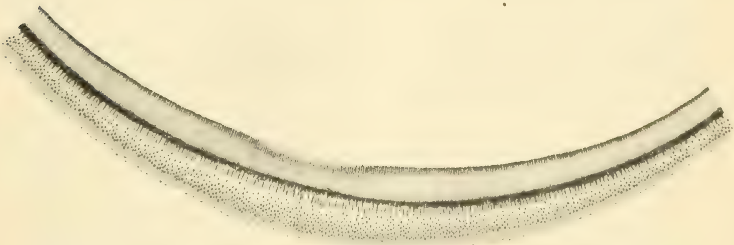


Fig. 33.

Fig. 33. Schnitt durch den hinteren Augenabschnitt einer *Sepia elegans*, die $1^1/_2$ Stunden diffusem Lichte ausgesetzt gewesen war. Das Präparat zeigt die verschiedene Entwicklung des nervösen Apparates an verschiedenen Netzhautstellen und die Verschiedenheiten der Pigmentwanderung in den mittleren und in den seitlichen Teilen.

Fig. 34. Stück aus dem lange belichteten Auge von *Todaropsis Veranyi*, etwas stärker vergrößert.

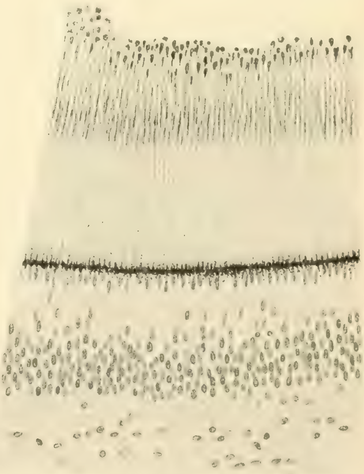


Fig. 34.

Vom Cephalopodenauge (über dessen Akkommodation vgl. den 3. Teil) mögen hier nur einige physiologisch interessantere Eigentümlichkeiten der Netzhaut kurz besprochen werden.

Die Netzhaut der Kopffüßer besteht im wesentlichen aus langen, regelmäßigen, stäbchenartigen Gebilden, die gegen den Glaskörper sehen und an ihrer skleralwärts gerichteten Basis eine breite Pigmentzone zeigen. Nach außen von dieser findet sich eine den Nerven-

fasern zugehörige Kernlage (vgl. z. B. Fig. 33 und 34); man unterscheidet danach an jeder Zelle Kern-, Sockel- und Stäbchenregion. Die Nervenfasern verlaufen als feinste Fibrillen zwischen je 2 Rhabdomen bis zur inneren Oberfläche der Netzhaut, wo sie in feine Knöpfchen endigen (Hesse 1900). Während man früher angenommen hatte, die Cephalopodennetzhaut sei überall gleichmäßig dick und die Verteilung der Stäbchen in ihr eine sehr gleichmäßige, konnte ich (1905) zeigen, daß auch in diesen Sehorganen bei manchen Arten die Sehelemente an gewissen Stellen im Interesse schärferen Sehens eine besondere Ausbildung erfahren haben.

In der Ausbildung der Netzhaut bei verschiedenen Arten lassen sich nach meinen Untersuchungen drei Stufen unterscheiden: 1) Eine allenthalben angenähert gleichmäßig dicke Netzhaut mit überall gleichmäßig dichtstehenden Stäbchen fand ich bei *Loligo* und *Todaropsis*.

2) Netzhäute mit einem feinen, etwas über der Mitte des hinteren Augenabschnittes wagerecht durch die Netzhaut ziehenden Streifen, innerhalb dessen die Stäbchen beträchtlich länger und schmäler sind, als in der Umgebung, besitzen unter anderen *Sepia*, *Eledone*. Die Größe des Unterschiedes der Stäbchendicke an verschiedenen Stellen ergibt sich z. B. daraus, daß ich bei einer *Eledone* im Streifengebiete 81 000 Stäbchen auf einem Quadratmillimeter zählte, außerhalb dessen nur 40 000. Für eine *Sepia* waren die entsprechenden Werte 105 000 und 40 000.

Dieser Streif entspricht nicht, wie Beer angab, der Eintrittsstelle der zahlreichen Nervuli optici in das Auge, ist vielmehr von diesen unabhängig und seine Lage ist offenbar wesentlich durch die Sehbedürfnisse der Tiere, nicht durch anatomische Beziehungen zum Sehnerven bedingt.

Die unter dem Einflusse des Lichtes erfolgende Pigmentwanderung geht innerhalb dieses Streifs in etwas anderer Weise vor sich als in der übrigen Netzhaut (ähnlich wie ich dies oben für entsprechende Stellen in verschiedenen Wirbeltieraugen beschrieb). Zweifellos haben wir es hier mit einem Streif des deutlichsten Sehens zu tun; für die nicht nur vorwärts, sondern vielfach auch rückwärts schwimmenden Cephalopoden ist eine solche streifenförmige Anordnung der Stellen besten Sehens von leicht ersichtlicher Bedeutung. (Eine frühere Angabe Hensens über Vorkommen eines gelben Fleckes bei den von ihm untersuchten Cephalopoden beruht auf einem Irrtum, der vermutlich durch pathologische Bildungen veranlaßt wurde, welchen wir hier nicht selten begegnen.)

3) Netzhäute mit einer foveaähnlichen Stelle des deutlichsten Sehens, innerhalb deren die Stäbchen außerordentlich lang und schmal gefunden werden, hat Chun (1903) bei Tiefseecephalopoden nachgewiesen.

Rawitz wies (1891) zuerst nach, daß auch im Cephalopodenauge das Pigment unter dem Einflusse des Lichtes glaskörperwärts vorrückt. Verschiedene Widersprüche in den Literaturangaben über die Farbe der Cephalopodennetzhaut im gehärteten Präparat konnte ich durch den Nachweis aufklären, daß diese Farbe wesentlich durch die Belichtung des Auges während der letzten Lebensstunden bestimmt ist: Nach vorausgegangener Belichtung erscheinen alle Cephalopodennetzhäute infolge Vorwanderns des Pigments zur vitralen Netzhautoberfläche braun bis schwarz; die Schnelligkeit, mit der das Pigment wandert, ist bei verschiedenen Arten sehr verschieden. In der Regel rückt zuerst jenes in den peripheren Teilen der unteren Netzhautpartien vor, danach das Pigment in der oberen Peripherie; bei einem bestimmten Belichtungsgrade können die mittleren Netzhaut-

partien im gehärteten Auge als mehr oder weniger verwaschener hellgrauer Streif in dunkler Umgebung erscheinen.

Innerhalb des vorher erwähnten Streifs des deutlichsten Sehens wandert im allgemeinen das Pigment bei Belichtung langsamer vor und zieht sich bei Verdunklung rascher zurück als in der übrigen Netzhaut (vgl. z. B. Fig. 33 nach der Netzhaut einer *Sepia elegans*, die $1^1/_2$ Stunde diffusem Tageslichte ausgesetzt gewesen war). So kommt es, daß diese Netzhautpartien, die man früher nur als „hellen Streifen" kannte, durchaus nicht immer als ein solcher in dunkler Umgebung, sondern auch als dunkler, ja fast schwarzer Streif in heller Umgebung erscheinen können. Die Frage nach dem Zusammenhange dieser Eigentümlichkeiten mit der Lebensweise der Tiere bedarf noch besonderer Bearbeitung.

Es ist nicht wahrscheinlich, daß die Cephalopoden, wie angenommen wurde, „vollständig blind" sind, solange die Endknöpfchen der Netzhautfibrillen im Lichtauge von Pigment überzogen sind: auch bei extremer Vorwanderung des Pigmentes nach langdauernder Belichtung wird noch Licht zu den Stäbchen gelangen, die Tiere dürften dann im wesentlichen etwa so sehen, wie durch ein mehr oder weniger dunkel gelbes Glas.

Literatur.

Dioptrik. Sichtbare Lichtwirkungen am Sehorgan.

(Vgl. auch Literatur zum 1. und 3. Teil.)

1734—42 ***Réaumur**, Mémoires pour servir à l'histoire des insectes, Amsterdam.*

1826 ***Müller, Joh.**, Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes.*

1829 — Fortgesetzte anatomische Untersuchungen über den Bau der Augen bei den Insekten und bei den Crustaceen. Arch. Anat. Physiol.

1836 ***Hassenstein**, De luce ex quorundam animalium oculis prodeunte etc. Jena.*

1845 ***Brücke**, Anatomische Untersuchungen über die sogenannten leuchtenden Augen bei den Wirbeltieren. Arch. f. Anat., Physiol. und wiss. Med.*

1852 ***Gottsche, C. M.**, Beitrag zur Anatomie und Physiologie des Auges der Krebse und Fliegen. Arch. f. Anat. u. Physiol.*

1864 ***Leydig**, Das Auge der Gliedertiere, Tübingen.*

1866 ***Schultze, M.**, Anatomie und Physiologie der Netzhaut. Arch. f. mikrosk. Anat.*

1867 ***Czerny**, Ueber Blendung der Netzhaut durch Sonnenlicht. Sitz.-ber. d. W. Akad. d. Wissensch., Bd. 56.*

— ***Schultze, M.**, Ueber Stäbchen und Zapfen der Netzhaut. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 3.*

1868 — Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten, Bonn.

1872 ***Leydig**, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, Tübingen.*

1875 ***Breuer**, Beiträge zur Lehre vom statischen Sinn, Wien.*

— ***Exner, S.**, Das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges. Sitz.-ber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl., Bd. 72, Abt. 3.*

— ***Grenacher, H.**, Zur Morphologie und Physiologie des facettierten Arthropodenauges. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen.*

— ***Mach**, Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen, Leipzig.*

1876 ***Leuckart**, Organologie des Auges. Handb. d. ges. Augenheilk. v. Gräfe-Sämisch.*

1877 ***Grenacher, H.**, Untersuchungen über das Arthropodenauge. Beil. Klin. Monatsbl. f. Augenheilk., Jahrg. 15.*

— ***Kühne**, Ueber den Sehpurpur. Unters. a. d. Phys. Inst. Heidelberg, Bd. 1.*

1878 ***Angelucci**, Histologische Untersuchungen über das retinale Pigmentepithel der Wirbeltiere. Du Bois-Reymonds Arch.*

— ***Kühne**, Das Sehen ohne Sehpurpur. Unters. a. d. Phys. Inst. Heidelberg.*

1879 ***Grenacher, H.**, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, Göttingen.*

— ***Kühne**, Hermanns Handb. d. Physiol. d. Sinnesorgane.*

1880 ***Kühne** und **Sewall**, Zur Physiologie des Sehepithels, insbesondere der Fische. Untersuchungen a. d. physiol. Inst. Heidelberg, Bd. 3, p. 89.*

— ***Matthiessen**, Untersuchungen über den Aplanatismus und die Periskopie der Kristalllinsen in den Augen der Fische. Arch. d. ges. Physiol., Bd. 21.*

1881 ***Krause**, Ueber die Retinazapfen der nächtlichen Tiere. Arch. f. mikr. An., Bd. 19.*

— ***Leydig**, Die augenähnlichen Organe der Fische, Bonn.*

1881 **Notthaft, J.**, *Ueber die Gesichtswahrnehmungen vermittels des Facettenauges. Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt, Bd. 12.*

1882 **Angelucci**, *De l'action de la lumière et des couleurs sur l'épithélium rétinien. Bull. de la Soc. méd. Gand, p. 100 u. 172.*

— **Brücke** und **Preusse**, *Ueber das Tapetum der Haussäugetiere. Arch. f. Tierheilk., Bd. 8, p. 264.*

— **Hirschberg**, *Zur Dioptrik und Ophthalmoskopie der Fisch- und Amphibienaugen. Arch. f. Physiol.*

1884 **Plateau**, *Zoologie élémentaire, Mons.*

1885 **Engelmann**, *Ueber Bewegungen der Zapfen und Pigmentzellen unter dem Einfluß des Lichtes und des Nervensystems. Pflügers Arch., Bd. 35.*

— **Carrière**, *Die Sehorgane der Tiere vergleichend-anatomisch dargestellt, München.*

1886 **Bertkau**, *Die Augen der Spinnen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 27.*

— **Krause**, *Die Retina der Fische. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 3.*

— **Matthiessen**, *Beiträge zur Dioptrik der Kristalllinse. Zeitschr. f. vergl. Augenheilkunde.*

— — *Ueber den physikalisch-optischen Bau des Auges der Cetaceen und Fische. Pflügers Arch., Bd. 38.*

1887 **van Genderen Stort**, *Ueber Form- und Ortsveränderung der Netzhautelemente. v. Gräfes Arch. f. Ophth., Bd. 33.*

1888 **Kellogg, V. L.**, *The divided eyes of Arthropoda. Zool. Anz., Bd. 21.*

1889 **Aurivillius, C.**, *Die Maskierung der oxyrhynchen Dekapoden. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. 23, Stockholm.*

— **Chievitz**, *Untersuchungen über die Area centralis retinae. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., Suppl.*

— **Exner**, *Durch Licht bedingte Verschiebung des Pigmentes im Insektenauge. Ber. d. k. k. Akad. d. Wiss. z. Wien, Bd. 98, p. 143.*

— **Fick, A. E.**, *Ueber die Lichtwirkungen auf die Netzhaut des Frosches. Verhandl. d. Ophth. Ges. zu Heidelberg.*

1890 **Stefanowska, M.**, *La disposition histologique du pigment dans les yeux des Arthropodes sous l'influence de la lumière directe et de l'obscurité complète. Rec. Zool. Suisse, T. 5.*

— **Szczawinska, V.**, *Contribution à l'étude des yeux de quelques Crustacés etc., Arch. Biol., T. 10.*

1891 **Berlin**, *Ueber die Schätzung der Entfernungen bei Tieren. Ztschr. f. vergl. Augenheilk., Bd. 7, Heft 1.*

— **Chievitz**, *Ueber das Vorkommen der Area centralis retinae in den vier höheren Wirbeltierklassen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt.*

— **Exner, S.**, *Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten, Leipzig u. Wien.*

— **Fick, A. E.**, *Untersuchungen über die Pigmentwanderung in der Netzhaut des Frosches. Arch. f. Ophth., Bd. 37.*

— **Rawitz**, *Zur Physiologie der Cephalopodenretina. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., Heft 5 u. 6.*

1892 **Ewald, J. R.**, *Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus, Wiesbaden.*

— **Krause**, *Die Retina. Die Retina der Fische. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 9.*

— **Lee**, *Ueber den Gleichgewichtssinn. Ctbl. f. Physiol., Bd. 6.*

— **Viallanes, H.**, *Recherches anatomiques et physiologiques sur l'œil composé des Arthropodes. Ann. Sc. nat., (7) T. 13.*

1893 **Beranek**, *Etude sur l'embryogénie et sur l'histologie de l'oeil atrophié. Rev. Suisse de Zool.*

— **Kreidl, A.**, *Versuche an Krebsen. K. Akad. d. Wissensch. Wien, Bd. 102, p. 1.*

1894 **Bethe**, *Ueber die Erhaltung des Gleichgewichts. Biol. Ctbl., Bd. 14.*

— **Birnbacher**, *Ueber eine Farbenreaktion der beleuchteten und unbeleuchteten Netzhaut. Arch. f. Ophth., Bd. 40.*

— **Clark**, *Ueber Gleichgewichtsphänomene in gewissen Crustaceen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 8.*

— **Kiesel, A.**, *Untersuchungen zur Physiologie des facettierten Auges. Sitz.-ber. d. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Bd. 53, Abt. 3.*

— **Ramon** y **Cajal**, *Die Retina der Wirbeltiere. Uebersetzt von R. Greeff, Wiesbaden.*

1895 **Grenacher**, *Ueber die Retina der Cephalopoden. Zool. Anz., Bd. 18, No. 480.*

— **Köttgen** und **Abelsdorff**, *Die Arten des Sehpurpurs in der Wirbeltierreihe. Sitz.-ber. d. Akad. d. Wiss. Berlin, Bd. 38.*

1896 **Abelsdorff**, *Ueber Sehpurpur und Augenhintergrund bei den Fischen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt.*

1896 **Chun, C.,** *Atlantis, Bibl. Zool., H. 19, Stuttgart.*
— **Nagel,** *Ueber kompensatorische Raddrehung der Augen. Ztschr. f. Psych. u. Phys. d. Sinnesorg., Bd. 11.*
— **Pergens,** *Action de la lumière sur la rétine. Ann. publ. par la Soc. Roy. des Sc. méd. et nat. de Bruxelles.*
1897 **Bethe,** *Vergleichende Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems der Arthropoden. Pflügers Arch., Bd. 68.*
— — *Das Nervensystem von Carcinus maenas, I. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 50.*
— **Gaupp,** *Zirbel, Parietalorgan und Paraphysis. Ergeb. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 7.*
— **Parker, G. H.,** *The retina and optic ganglia in Decapods, especially in Astacus. Mitteil. Zool. Stat. Neapel, Bd. 12.*
— — *Photomechanical changes in the retinal pigment cells of Palaemonetes, and their relation to the central nervous system. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 30, No. 6.*
— **Slonaker,** *A comparative study of the area of acute vision in Vertebrates. Journ. of Morph., Vol. 13.*
1898 **Abelsdorff,** *Physiologische Beobachtungen am Auge des Krokodils. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., p. 154.*
— **Zimmer, C.,** *Die Facettenaugen der Ephemeriden. Ztschr. wiss. Zool., Bd. 63.*
1898/1899 **Rabl, C.,** *Ueber Bau und Entwicklung der Linse. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 63, p. 496; Bd. 65, p. 257.*
1899 **Beer,** *Vergleichend-physiologische Studien zur Statocystenfunktion. Pflügers Arch., Bd. 73; 1898, Bd. 74.*
— **Biagi,** *La fovea centrale della retina nei Lofobranchi, Spezia.*
— **Hentschel,** *Beitrag zur Kenntnis der Spinnenaugen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Ontog., Bd. 12.*
— **Hesse, R.,** *Die Augen der polychäten Anneliden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 65.*
— **Lyon,** *A contribution to the comp. physiol. of compens. movements. Amer. Journ. Physiol., Vol. 3.*
— **Magnus,** *Beiträge zur Pupillenreaktion des Aal- und Froschauges. Ztschr. f. Biol., Bd. 38.*
— **Parker, G. H.,** *The photomechanical changes in the retinal pigment of Gammarus. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 35.*
— **Pergens,** *Vorgänge in der Netzhaut bei farbiger Belichtung gleicher Intensität. Ztschr. f. Augenheilk., Bd. 2, p. 125.*
1900 **Gamble** and **Keeble,** *Hippolyte varians, a study in colour change. Quart. Journ. microsc. Sc., Vol. 43, p. 589.*
— **Hesse, R.,** *Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VI. Die Augen einiger Mollusken. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 68.*
1900/1901 **Prentiss,** *The otocyst of decapod Crustacea, its structure, development and functions. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. Cambridge Mass.*
1900 **Rádl, E.,** *Untersuchungen über den Bau des Tractus opticus von Squilla mantis und von anderen Arthropoden. Ztschr. wiss. Zool., Bd. 67.*
1901 **Beer, Th.,** *Ueber primitive Sehorgane. Wien. klin. Wochenschr., No. 12—13.*
— **Lyon,** *Compensatory motions in fishes. Americ. Journ. Physiol., Vol. 4.*
1902 **Hess,** *Vorkommen von Sehpurpur bei Cephalopoden. Ctbl. f. Physiol., Bd. 16, p. 91.*
— — *Zur Physiologie und Pathologie des Pigmentepithels. Ber. d. Ophth. Ges.*
— **Hesse,** *Ueber die Retina des Gastropodenauges. Verh. d. Zool. Ges.*
— **Justow,** *Zur Frage über die Farbe des Tapetum lucidum des Hundeauges. Inaug.-Diss. Warschau.*
— **Lodato,** *Influenza della eccitazione retinica sulla reaz. chimica dei centri nervosi. Arch. di Ottalm., Vol. 9.*
— **Magnus,** *Die Pupillarreaktion der Octopoden. Pflügers Arch., Bd. 92, p. 623.*
— **Tschermak, A.,** *Studien über das Binokularsehen der Wirbeltiere. Arch. ges. Physiol., Bd. 91.*
— **Zürn,** *Vergl. histologische Untersuchungen über die Retina und Area centr. der Haussäugetiere. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., Suppl.*
1903 **Chun,** *Ueber Leuchtorgane und Augen von Tiefseecephalopoden. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. Würzburg.*
— **Doflein,** *Die Augen der Tiefseekrabben. Biol. Ctbl., Bd. 23.*
— **Pütter,** *Die Augen der Wassersäugetiere. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 17.*
1904 **Boveri,** *Ueber die phylogenetische Bedeutung der Sehorgane des Amphioxus. Zool. Jahrb., Festschr. f. Weismann.*
— **Fröhlich,** *Studien über die Statocysten. 1. Mitteil. Versuche an Cephalopoden etc. Arch. ges. Physiol., Bd. 102.*
— **Fröhlich,** *Studien über die Statocysten wirbelloser Tiere. 2. Mitteil. Versuche an Krebsen. Arch. ges. Physiol., Bd. 103.*

1904 **Gamble** and **Keeble**, *The colour-physiology of higher Crustacea. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol. 196, p. 295.*

— **Leinemann**, *Ueber die Zahl der Facetten in den zusammenges. Augen der Coleopteren. In.-Diss. Münster.*

1905 **Exner** und **Januschke**, *Das Verhalten des Guanintapetums von Abramis brama gegen Licht und Dunkelheit. Ber. d. k. k. Akad. d. Wiss. z. Wien, No. 17, p. 284.*

— **Franz**, *Zur Anatomie, Histologie und funktionellen Gestaltung des Selachierauges. Jen. Ztschr. f. Naturwiss. u. Med., Bd. 40.*

— **Herzog**, *Experimentelle Untersuchungen zur Physiologie der Bewegungsvorgänge in der Netzhaut. Engelmanns Arch. f. Physiol.*

— **Hess, C.**, *Beiträge zur Physiologie und Anatomie des Cephalopodenauges. Pflügers Arch., Bd. 109, p. 393.*

— **Studnička**, *Die Parietalorgane. Oppels Lehrb. d. vgl. mikr. Anat. der Wirbeltiere, Jena.*

1906 **Birch-Hirschfeld**, *Der Einfluß der Helladaptation auf die Struktur der Nervenzellen der Netzhaut etc. Arch. f. Ophth., Bd, 63, H. 1.*

— **Chiarini**, *Cambiamenti morfologici etc. Boll. R. Accad. med. Roma.*

— **Doflein**, *Ueber Leuchtorgane bei Meerstieren. Sitz.-ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München.*

— **Exner** und **Januschke**, *Die Stäbchenwanderung im Auge von Abramis brama bei Lichtveränderungen. Sitz.-ber. k. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl., Bd. 115, Abt. 3.*

— **Garten**, *Ueber die Veränderungen des Sehpurpurs durch Licht. Arch. f. Ophth., Bd. 68.*

— **Hertel**, *Einiges über die Bedeutung des Pigments für die physiologische Wirkung der Lichtstrahlen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 6.*

— — *Experimenteller Beitrag zur Kenntnis der Pupillenverengerung auf Lichtreize. v. Gräfes Arch. f. Ophth., Bd. 65, Heft 1.*

1907 **Dittler**, *Ueber Zapfenkontraktion an der isolierten Netzhaut. Pflügers Arch., Bd. 117, p. 1.*

— **Franz**, *Bau des Eulenauges und Theorie des Teleskopauges. Biol. Ctbl., Bd. 27.*

— **Novikoff**, *Ueber das Parietalauge von Lacerta agilis und Anguis frag. Biol. Ctbl., Bd. 27.*

— **Schäfer, G.**, *Vergl. physiologische Untersuchungen über die Sehschärfe. Pflügers Arch., Bd. 119.*

1908 **Brauer**, *Die Tiefseefische. II. Anat. Teil d. 15. Bandes d. Wiss. Ergeb. d. Deutsch. Tiefsee-Exped. a. d. Dampfer Valdivia 1898—99, p. 266.*

— **Czerwonsky**, *Beitrag zur Kenntnis der Refraktionsanomalien und Aetiologie der Myopie des Pferdeauges. Inaug.-Diss. Bern.*

— **Fortin**, *Sur quelques particularités de la vision du Caméléon. Compt. rend. Soc. Biol. Paris, T. 64, p. 346.*

— **Freytag, G.**, *Die Brechungsindices der Linse, Wiesbaden, Bergmann.*

— **v. Frisch**, *Studien über die Pigmentverschiebung im Facettenauge. Biol. Ctbl., Bd. 28, No. 21, p. 698—704.*

— **Fritsch**, *Ueber Bau und Bedeutung der Area centr. des Menschen. Berlin.*

— **Garten, S.**, *Die Veränderungen der Netzhaut durch Licht. Gräfe-Sämisch, Handb. ges. Augenheilk., Teil 1. Bd. 3, Kap. 12, Anhang.*

— **Grynfeltt** et **Demelle**, *Recherches anatomiques et histiologiques sur l'opercule pupillaire des poissons. Bibliogr. anat., T. 18.*

— **Hess, C.**, *Untersuchungen zur Physiologie und Pathologie des Pupillenspieles. Arch. f. Augenheilk., Bd. 60, Heft 4,*

— **Hesse, R.**, *Das Sehen der niederen Tiere, Jena, Fischer.*

— **Howard**, *The visual cells of Vertebrates, chiefly in Necturus maculosus. Journ. Morphol., Vol. 19, p. 561—631, 5 Taf.*

— **König**, *Die Funktion der Netzhaut beim Sehakte. Ztschr. Sinnesphysiol., Bd. 42, p. 424.*

— **Link, Eug.**, *Ueber die Stirnaugen der Orthopteren. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 18. Vers. Stuttgart, p. 161—167.*

— — *Ueber die Stirnaugen einiger Lepidopteren und Neuropteren. Zool. Anz., Bd. 33, No. 13, p. 445—450, 2 Fig.*

— **Nowikoff**, *Ueber den Bau des Medianauges der Ostracoden. Ztschr. wiss. Zool., Bd. 91, p. 81—92, 1 Fig.*

— **Pütter, A.**, *Organologie des Auges. Gräfe-Sämisch, Handb. ges. Augenheilk.*

— **v. Sicherer**, *Die Entwicklung des Arthropodenauges. Sitz.-ber. Ges. Morphol. u. Physiol. München, Bd. 24, Heft 1, p. 23—42.*

1909 **Demoll**, *Ueber die Augen und Augenstielreflexe von Squilla mantis. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Bd. 27, Heft 2.*

— — *Ueber die Beziehungen zwischen der Ausdehnung des binokularen Sehraumes und dem Nahrungserwerb bei einigen Insekten. Zool. Jahrb., Bd. 28.*

1909 **Demoll**, *Ueber eine lichtzersetzliche Substanz im Facettenauge sowie eine Pigmentwanderung im Appositionsauge. Arch. ges. Physiol., Bd. 129.*
— **Freytag**, *Die Brechungsindices der Linse. Arch. f. vergl. Ophth., Bd. 1, No. 1.*
— **Johnson**, *Ein Versuch zur Klassifizierung der Säugetiere etc. Sitz.-ber. d. Ges. naturforsch. Freunde, No. 5.*
1910 **Birch-Hirschfeld** u. **Inouye**, *Weitere Versuche über die Wirkung ultravioletten Lichtes auf die Netzhaut. Pflügers Arch., Bd. 136.*
— **Boden**, *Ueber den Refraktionszustand des Hundeauges. Arch. f. vergl. Ophth., p. 195.*
— **Demoll**, *Die Physiologie des Facettenauges. Ergeb. u. Fortschr. d. Zool., Bd. 2, No. 13.*
— **Doflein**, *Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen. Festschr. z. 60. Geburtst. Rich. Hertwigs, Bd. 3.*
— **Kolmer, W.**, *Zur Kenntnis des Auges der Makrochiropteren. Ztschr. wissensch. Zool., Bd. 97, p. 91.*
— **v. Sicherer**, *Untersuchungen über die Refraktion des Auges der Süßwasserfische. Arch. f. vergl. Ophth., Bd. 1, Heft 4, p. 481.*
1911 **Best**, *Die Sehleistung des Facettenauges. Arch. f. Augenheilk., Bd. 68.*
— **Dandy**, *On the structure, development and morph. interpret. of the pineal organ etc. An. Anz., Bd. 37.*
— **Demoll**, *Ueber die Wanderung des Irispigmentes im Facettenauge. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol., Bd. 30.*
— **v. Frisch**, *Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut. Pflügers Arch., Bd. 138.*
— **Fritsch**, *Der Ort des deutlichen Sehens in der Netzhaut der Vögel. Arch. mikr. An., Bd. 78, p. 245.*
— **Fujita**, *Pigmentbewegung und Zapfenkontraktion im Dunkelauge des Frosches. Arch. f. vergl. Ophth., Bd. 2, No. 2.*
— **Gertz**, *Gibt elektrische Reizung phototrope Netzhautreaktion bei Abramis brama. Arch. f. Ophth., Bd. 78.*
— **Hertel**, *Weitere Mitteilungen über die Erregbarkeit der Netzhaut durch Lichtstrahlen. Ber. d. Ophth. Ges. in Heidelberg.*
— **Hess, C.**, *Beiträge zur Kenntnis regionärer Verschiedenheiten der Netzhaut und des Pigmentepithels in der Wirbeltierreihe. Arch. f. vergl. Ophth., Bd. 1, No. 4.*
— — *Beiträge zur Kenntnis des Tapetum lucidum im Säugerauge. Ebenda, Bd. 2, No. 1.*
— **Johnas, W.**, *Das Facettenauge der Lepidopteren. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 97.*
— **v. Tschermak, A.**, *Das Sehen der Wirbeltiere, speziell der Haustiere. Tierärztl. Rundschau, Bd. 16.*

Dritter Teil.

Akkommodation.

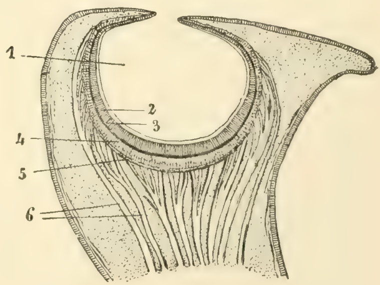


Fig. 35. Auge von *Nautilus* (nach LANG, vgl. Anat.). *1* Augenhöhle, *2* Stäbchenschicht, *3* Pigmentschicht, *4* Sehzellenschicht, *5* Ganglienzellenschicht, *6* Aeste des Sehnerven.

Das Bedürfnis, in verschiedenen Entfernungen deutlich zu sehen, tritt in der Tierreihe erst mit der Ausbildung eines brechenden und bilderzeugenden Apparates auf; das Becherauge des *Amphioxus* (s. p. 719) oder die Lichtsinnzellen der Planarien hätten von akkommodativen Einrichtungen keinen Vorteil. Einer höheren Stufe entsprechende Augen, die, wie z. B. jene bei *Nautilus* (Fig. 35), im wesentlichen nach dem Prinzip der Lochkamera gebaut sind, erhalten auch

ohne besonderen Akkommodationsapparat von verschieden weit entfernten Gegenständen gleich deutliche, freilich im allgemeinen ziemlich lichtschwache Bilder. Erst wenn, nach Ausbildung einer Linse, auch bei größeren Pupillendurchmessern entsprechend lichtstärkere, aber nur für einen bestimmten Objektabstand scharfe Netzhautbilder zustande kommen, tritt das Bedürfnis auf, das Gebiet zu erweitern, innerhalb dessen mittels jener scharf gesehen werden kann; dies geschieht durch die akkommodativen Aenderungen. Wir begegnen solchen in der Wirbeltierreihe, wie meine Untersuchungen (1908–1911) gezeigt haben, im wesentlichen in 4 verschiedenen Formen; einen weiteren, von jenem bei Wirbeltieren grundverschiedenen Mechanismus konnte ich unter den Wirbellosen bei Cephalopoden nachweisen.

A. Fische.

In der Wirbeltierreihe begegnen wir unter den Fischen bei vielen Teleosteern deutlichen, zum Teile umfangreichen akkommodativen Aenderungen. Der Akkommodationsmuskel in der sogenannten Campanula des Fischauges wurde von Leydig (1852) entdeckt, seine Verbindung mit der Linse, zu welcher er schief gerichtet ist, und an der er im allgemeinen etwas nasal vom untersten Punkte tangential angreift, hat H. Virchow (1882) eingehend geschildert; aus seiner Darstellung ging hervor, daß der Muskel, den er als „Linsenmuskel“ bezeichnet, bei seiner Kontraktion die Linse temporalwärts verschieben muß.

Die ersten physiologischen Akkommodationsversuche bei Fischen stellte Th. Beer (1894) an. Nach ihm ist die normale Refraktion der meisten Fische Kurzsichtigeit von durchschnittlich etwa 3–4 bis etwa 8–10 Dioptrien. Beers Befunde an Seefischen wurden kürzlich durch v. Sicherer (1911) für Süßwasserfische in allen wesentlichen Punkten bestätigt.

Die Teleosteer sind die einzige zu akkommodativen Aenderungen befähigte Tierklasse, deren Auge im Ruhezustande auf die Nähe eingestellt ist (die Angabe von Beer und von Heine (1907), wonach auch die Kopffüßer im Ruhezustande myopisch seien, ist durch meine Untersuchungen als irrig erwiesen [siehe unten]). Weiter unterscheiden sich die Teleosteer von allen anderen akkommodationsfähigen Tieren dadurch, daß sie eine aktive Akkommodation für die Ferne besitzen. Diese kommt dadurch zustande, daß die Linse durch Kontraktion des von Beer als Retractor lentis bezeichneten (früher als Campanula Halleri beschriebenen) Muskels der Netzhaut genähert wird. Den Mechanismus der Akkommodation beschreibt Beer mit folgenden Worten: „Die Linse ist mit ihrem oberen Pole an dem in vertikaler Richtung äußerst wenig dehnbaren Ligamentum suspensorium aufgehängt. Der an den unteren, öfter auch an den unteren nasalen Teilen des Linsenumfanges mit seiner Sehne inserierte Akkommodationsmuskel (Retractor lentis) übt bei seiner Kontraktion einen nach unten, innen und rückwärts (mediankaudalwärts oder temporal-retinalwärts) gerichteten Zug an der Linse aus und strebt in einer Reihe von Fällen gleichzeitig, sie um eine frontale Achse zu drehen. Der Zug nach unten wird stets, die drehende Komponente in vielen Fällen durch die Anordnung und durch die Elastizitätsverhältnisse des Aufhängebandes aufgehoben. Wirksam bleiben die zwei übrigen Kom-

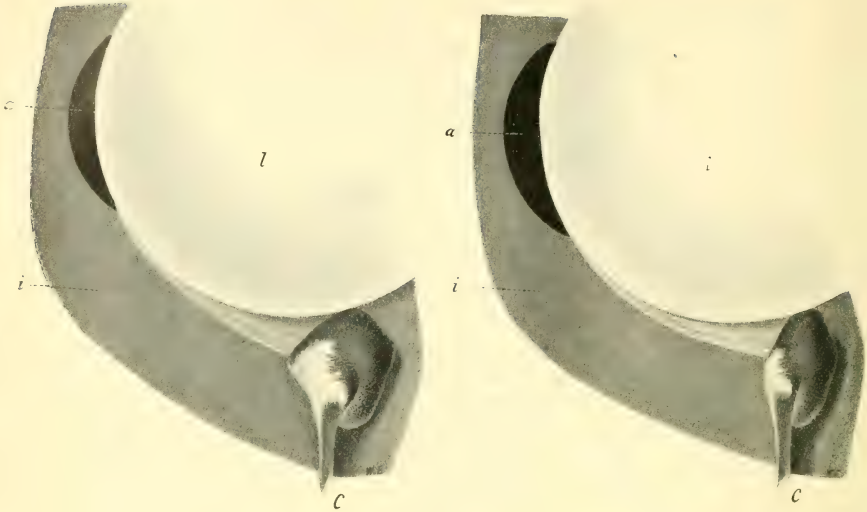
ponenten des Muskelzuges, ihnen entsprechend bewegt sich die Linse temporal-retinalwärts." Die Linsenbewegungen hören auf, wenn der Retractor durchschnitten oder wenn das Auge atropinisiert wird. Der Iris kommt bei den meisten Fischen eine wesentliche Rolle bei der Akkommodation nicht zu. Den Umfang der akkommodativen Aenderungen fand Beer oft um so größer, je kurzsichtiger das betreffende Auge bei Akkommodationsruhe war; er nimmt danach an, daß die Akkommodation in den meisten Fischaugen genüge, um das Auge bis auf parallele Strahlen einzustellen.

Infolge der seitlichen Verschiebung der Linse bei der Akkommodation verschiebt sich das Bild der jeweils gesehenen Gegenstände auf der Netzhaut um entsprechende Strecken. Beer nimmt danach an, daß die Fische innerhalb gewisser Grenzen das Vermögen besitzen, „umherzublicken, ohne das Auge zu bewegen". Im allgemeinen ziehe sich bei Reizung der Akkommodationsmuskel viel rascher zusammen, als die Irismuskulatur, am raschesten bei den lebhaften und schnellschwimmenden Fischen, am trägsten bei den wenig beweglichen Grundfischen, bei manchen von letzteren erfolgen die Bewegungen von Iris und Linse annähernd gleich träge.

Ich habe die Versuche von Beer für eine Reihe von Fischen wiederholt und seine Befunde in den wesentlichen Punkten bestätigen können. Zur Feststellung der akkommodativen Aenderungen der Campanula fand ich es am zweckmäßigsten, die vordere Hälfte des überlebenden, äquatorial halbierten Auges bei starkem auffallenden Lichte während elektrischer Reizung zu beobachten. Fig. 36 zeigt derartige Bilder von einem Hechtauge, R bei Ruhe, A bei Akkommodation (mit dem Zeichnenapparat aufgenommen). Die Formveränderung der Campanula *c* ist hier sehr ausgiebig; die Anordnung der letzteren zeigt bei verschiedenen Arten außerordentlich große Verschiedenheiten (vgl. z. B. Fig. 1 auf Tafel III von *Zeus Faber*).

Von dem bei allen bisher untersuchten Teleosteern gefundenen grundverschieden ist das Verhalten der Refraktion und Akkommodation bei den vorwiegend in Luft ihrer Nahrung nachgehenden Schlammspringern, wie ich für den zu den Gobiiden gehörigen *Periophthalmus Koelreuteri* nachweisen konnte. Die bisher nicht bekannt gewesenen einschlägigen Verhältnisse sind nach verschiedenen Richtungen von besonderem Interesse. Der merkwürdige Fisch (vgl. Fig. 36 a) lauert meist in der Weise auf Beute, daß der Körper unter der Wasseroberfläche verborgen bleibt, während die weit nach oben aus dem Kopfe hervorstehenden Augen wie die Periskope der Unterseeboote allein über den Wasserspiegel hervorragen. Die Abbildung läßt erkennen, wie beträchtlich der binokulare Gesichtsraum bei diesen Fischen ist. Die Vorderflossen sind zu fußartigen Gebilden verwandelt, die dem Tiere ermöglichen, bei Ebbe auf dem feuchten Schlamme mit überraschender Schnelligkeit Käfern etc. nachzujagen.

Zur Untersuchung der Refraktion dieser Fische bestimmte mich wesentlich die Erwägung, daß eine Myopie, wie sie die anderen Fische zeigen, bei der geschilderten Lebensweise höchst unzweckmäßig wäre. Die skiaskopische Beobachtung war verhältnismäßig leicht, da auch in meinem Brackwasseraquarium die Tiere sich oft längere Zeit außerhalb des Wassers nahe der Glaswand aufhielten. Ich konnte so leicht feststellen, daß die Schlammspringer zum Unterschiede von den anderen bisher besprochenen Teleosteern im Ruhezustande nicht kurzsichtig



R Fig. 36. A

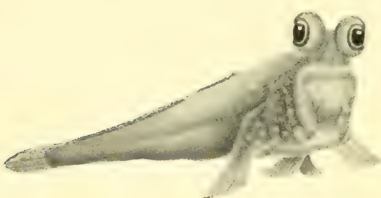


Fig. 36a.

Fig. 36. Vorderer Abschnitt des Hechtauges, untere Hälfte von rückwärts gesehen; R = Ruhe, A = Akkommodation, *c* Campanula, *i* Iris, *l* Linse, *a* aphakischer Raum, der bei der Akkommodation durch die Linsenverschiebung nach rückwärts etwas größer wird.

Fig. 36a. *Periophthalmus Koelreuteri.* ($^1/_2$ der nat. Größe.)

sondern emmetropisch oder leicht hypermetropisch sind. Danach war die Untersuchung der Akkommodation von besonderem Interesse, denn eine negative Akkommodation, wie sie sämtliche bisher untersuchten Fische zeigten, würde für ein emmetropisches Tier das Sehen nur verschlechtern, nicht aber verbessern können. Die Bestimmung der akkommodativen Refraktionsänderungen auf skiaskopischem Wege gelang leicht, indem ich durch einen Mitarbeiter an feinen Drähten befestigte Fliegen einige Zentimeter vor dem Kopfe des nahe der Glaswand sitzenden Fisches bewegen ließ, während ich ununterbrochen skiaskopierte. Sowie sich die Aufmerksamkeit des Tieres auf die Beute richtete, was sich z. B. in entsprechenden Drehungen des Kopfes oder Bewegungen des ganzen Tieres etc. kundgab, verwandelte sich seine Emmetropie in Myopie von mehreren Dioptrien. War die Beute erfaßt, oder stand der Fisch von deren Verfolgung ab, so kehrte augenblicklich die emmetropische bzw. leicht hypermetropische Refraktion wieder.

Durch diese Versuche ist zum ersten Male für einen Fisch aktive Naheakkommodation bei emmetropischer Refraktion nachgewiesen. Die Erscheinung ist auch insofern von besonderem Interesse, als sie den bisher einzigen Fall von zwei prinzipiell verschiedenen Akkommodationsmechanismen in einer und derselben Tierklasse bildet; sie stellt sich als eine vortreffliche Anpassung an die besonderen Lebensbedingungen dieser merkwürdigen Fische dar.

Bei den Selachiern wurden Versuche mit elektrischer Reizung der Augen von Beer, von Franz und von mir angestellt; in keinem Falle gelang es, akkommodative Refraktionserhöhung nachzuweisen. In vergleichenden Untersuchungen (1911/12) konnte ich den Nachweis bringen, daß das Ciliarsystem der Selachier von jenem der Amphibien wesentlich weniger verschieden ist, als von dem der Teleosteer. Fig. 7 auf Taf. III zeigt den Ciliarring bei *Scyllium*, die weitgehende Aehnlichkeit mit jenem bei *Bufo* (Fig. 5 Taf. III) ist ohne weiteres ersichtlich.

Die nach unten gerichtete Stelle des Ciliarringes ist bei vielen Selachieraugen durch eine kleine, weißliche, pigmentfreie Stelle gekennzeichnet (s. die Abbildung vom *Scyllium*-Auge), bei verschiedenen Arten zeigt dieselbe verschiedene Form und Lage.

Nussbaum beschrieb (1901) zuerst in einer „Papille" des Selachierauges einen „Linsenmuskel", den er als Retractor lentis bezeichnet; weitere Angaben über diesen finden wir in der Arbeit von Franz (1906). Beide Autoren sprechen das fragliche Gebilde nur dem anatomischen Befunde nach als Muskel an; eine Kontraktion desselben bei elektrischer Reizung konnte bisher nicht nachgewiesen werden.

Die Augen der Ganoiden waren bisher auf ihren Akkommodationsapparat nicht untersucht. Ich fand (1912) bei einem jungen Stör (*Accipenser sturio*) elektrische Reizung ebenso wie bei den Selachiern ohne jeden sichtbaren Einfluß auf Iris und Linse. Auch der Ciliarring des Störs zeigt nach meinen Untersuchungen weitgehende Aehnlichkeit mit den von mir für Selachier, insbesondere für *Scyllium*, nachgewiesenen morphologischen Verhältnissen, unterscheidet sich also gleichfalls in charakteristischer Weise von jenem der Teleosteer; auch an ihm konnte ich bei elektrischer Reizung keinerlei Aenderung wahrnehmen.

B. Amphibien.

Auch über die Akkommodation bei Amphibien lag bisher nur eine experimentelle Untersuchung von Th. Beer (1900) vor; er war zu dem Ergebnisse gekommen, daß bei einigen Arten unter den Amphibien das Vermögen der Einstellung des Auges auf verschiedene Entfernungen vorhanden sei, und zwar das einer aktiven Naheeinstellung durch Entfernung der in ihrer Wölbung unveränderten Linse von der Netzhaut. „Der Ciliarmuskel steigert, wenn er sich zusammenzieht, den Druck im Glaskörper, und dieser drückt den beweglichsten Teil seiner Umgrenzung — die im Ruhezustande schon stark gewölbte Linse — vor, das Kammerwasser weicht nach der Peripherie aus, wo durch die Aktion des Muskels zugleich eine Vertiefung der Hornhaut-Irisbucht eintritt."

Meine Versuche (1911) führten zu dem Ergebnisse, daß das von Beer beobachtete akkommodative Vorrücken der Linse nicht in der von ihm angenommenen, sondern in wesentlich anderer Weise zustande kommt. Die anatomischen Verhältnisse des Ciliarringes im Amphibien-

auge unterscheiden sich von jenen bei Sauropsiden (s. d.) unter anderem darin, daß die Firsten der Ciliarfortsätze nicht, wie dort, in unmittelbare Berührung mit der Linse treten, vielmehr zwischen ihnen und dem Linsenäquator im allgemeinen ein mehr oder weniger großer Zwischenraum bleibt und die Iris leicht auf der Linsenvorderfläche gleitet. Wie im Säugerauge steht also auch bei den Amphibien der vordere Bulbusabschnitt mit dem hinteren in offener Verbindung, und schon darum ist Beers Annahme einer isolierten akkommodativen Drucksteigerung im Glaskörper unhaltbar.

Der physiologische Vorgang der Akkommodation zeigt bei Urodelen und Anuren so charakteristische Verschiedenheiten, daß eine gesonderte Besprechung beider erforderlich erscheint. Ich gebe zunächst einen kurzen Ueberblick über die von mir bei *Salamandra atra*, *Salam. maculosa* und *Triton torosus* gesehenen Veränderungen.

Die Pupille liegt bei diesen Urodelen nicht in der Mitte der Irisebene, sondern so weit nach unten, daß die Iris oben angenähert doppelt so breit erscheint wie unten; ihre Form ist leicht queroval, genau nach unten zeigt sie eine kleine Ausbuchtung; von dieser geht eine schmale, ziemlich tiefe, nach hinten gerichtete Furche in der Iris nach unten bis zur Wurzel der letzteren. Reizt man ein frisch enukleiertes Auge mit schwachen Strömen, so gleicht diese Furche sich rasch mehr oder weniger vollständig aus, und die Vorderkammer wird in der unteren Hälfte durch leichtes Vorrücken der Iris flacher, während in der oberen Hälfte diese akkommodative Abflachung im allgemeinen nicht erfolgt; zuweilen hatte ich sogar den Eindruck, daß die Kammer hier ein wenig tiefer wurde. Deutlich war letzteres bei *Triton torosus* der Fall.

Die ausgiebigsten akkommodativen Aenderungen unter allen von mir untersuchten Amphibien fand ich bei dieser letzteren Art. Die Irisfurche erscheint hier erst in der Nähe der Iriswurzel etwas ausgesprochener, bei Reizung wird das ganze ihr unmittelbar benachbarte Gewebe beträchtlich nach vorn (hornhautwärts) gehoben und zugleich ein wenig nach der nasalen Seite verschoben. Gleichzeitig wird an den gerade nach oben gelegenen Stellen der Iriswurzel diese nach rückwärts verlagert und dadurch die Kammer hier deutlich tiefer; das akkommodative Vorrücken der Linse ist besonders ausgiebig. Auch hier sind, wie bei allen von mir untersuchten Urodelen, an den seitlichen (d. i. nach vorn und hinten gelegenen) Teilen der Iris in der Nähe ihrer Wurzel keine Veränderungen zu sehen, die pupillaren Irispartien werden durch die vorrückende Linse entsprechend nach vorn gedrängt.

Beim japanischen Riesensalamander konnte ich keine akkommodativen Aenderungen nachweisen.

Bei *Triton torosus* zeigt die Pupille auf elektrische Reizung meist keine oder nur äußerst geringe Aenderung, in den übrigen untersuchten Urodelenaugen tritt bei Reizung in der Regel Erweiterung der Pupille ein, die aber offenbar von den zuerst geschilderten akkommodativen Aenderungen physiologisch im wesentlichen unabhängig ist, denn sie erfolgt viel langsamer als diese; reizt man nur einen Bruchteil einer Sekunde, so sind die akkommodativen Aenderungen bereits mehr oder weniger vollständig abgelaufen, wenn die Pupillenerweiterung beginnt.

Mit den von mir entwickelten Methoden läßt sich leicht zeigen,

daß bei jeder Reizung die vordere Linsenfläche eine kleine Strecke nach oben und nasalwärts verschoben wird und bei Aufhören der Reizung wieder in die ursprüngliche Stellung zurückkehrt. Auch diese Bewegungen verlaufen rascher als die erwähnten Pupillenänderungen, und bei genügend kurz dauernder Reizung ist die Linse oft schon in ihre Ruhestellung zurückgekehrt, ehe die Pupillenerweiterung beginnt.

Beer gab für *Triton cristatus* an: „bei asymmetrischer Reizung kann auch eine leichte Drehung der Linse oder ein asymmetrisches Vortreten stattfinden", er bildet ein solches Vortreten „infolge asymmetrischer Lage der Elektroden" für *Triton alpestris* ab. Es ist aber nicht schwer, zu zeigen, daß das „asymmetrische Vortreten der Linse" nichts mit asymmetrischer Lage der Elektroden zu tun hat: die Verschiebungen der Linse erfolgen stets in der gleichen von mir oben angegebenen Richtung, wie immer man die Elektroden anlegt; ich habe mich davon in besonderen Versuchsreihen häufig überzeugt, indem ich die Orientierung der auf den Elektroden liegenden Augen von Reizung zu Reizung änderte. Die Erklärung für die charakteristische Linsenverschiebung ist nicht in der Lage der Elektroden, sondern in den anatomischen Verhältnissen (s. unten) zu suchen.

Bei den Anuren sieht man, wie ich im Gegensatze zu Beer zeigen konnte, bei Reizung charakteristische Aenderungen an der Iris in erster Linie gerade nach unten, etwas weniger starke von ähnlicher Art gerade nach oben, d. i. entsprechend der tiefsten und der höchsten Stelle der Corneoscleralgrenze. Die bei Urodelen meist so deutliche Irisfurche ist bei Anuren nicht vorhanden. Im Augenblicke der Reizung erfolgt unten und oben in der äußersten Peripherie leichte Vertiefung der vorderen Kammer, indem die Iris hier ein wenig in der Richtung gegen die Augenmitte verlagert wird, während gleichzeitig in den mittleren, der (hier nach oben von der Irismitte liegenden) Pupille näheren Teilen die vordere Kammer durch Vorrücken der Linse sich abflacht. Nicht selten rückt die Iris unten, etwas weniger auch oben, eine kleine Strecke weit hinter der Corneoscleralgrenze vor. Während die leichte akkommodative Vertiefung der vorderen Kammer unten und oben deutlich wahrnehmbar ist, sieht man an den seitlichen Iristeilen meist nichts von einer solchen: vorn und hinten bleibt bei Reizung die Iris in der Nähe ihrer Wurzel unbewegt, während ihre pupillaren Teile durch die vorrückende Linse etwas vorgeschoben werden. Beer machte die irrige Angabe, daß „ringsum an der Iriswurzel" eine Einziehung stattfinde und wurde eben hierdurch an der Erkenntnis des wirklichen Akkommodationsmechanismus gehindert.

Auf der Irishinterfläche finden sich bei den Anuren entsprechend dem tiefsten und, weniger ausgesprochen, auch dem höchsten Punkte der angenähert querovalen Pupille, besonders deutlich bei *Bufo agua*, runde oder längliche Knöpfchen (vgl. Taf. III, Fig. 5), die bei Betrachtung von vorn an einer leichten buckelartigen Vorwölbung der Irisfläche zu erkennen sind. Durch diese wird die Anlagerung der Iris an die stark gewölbte Linsenvorderfläche in größerer Ausdehnung gehindert und eine offene Kommunikation zwischen vorderer und hinterer Kammer erleichtert.

Die Pupille wird bei stärkerer elektrischer Reizung weiter, auch hier erfolgen die Pupillarbewegungen beträchtlich langsamer als die akkommodativen, die bei genügend kurz dauerndem Reize schon ab-

gelaufen sein können, ehe die Pupillenerweiterung beginnt. Bei Reizung rückt die Linse gerade nach vorn (hornhautwärts), man sieht hier nichts von den seitlichen, nach oben und nasalwärts gerichteten Verschiebungen, die bei Urodelen so deutlich sind.

Der Art nach ähnliche, nur weniger stark ausgesprochene akkommodative Aenderungen, wie die hier für Kröten beschriebenen, konnte ich auch bei allen von mir untersuchten Froscharten nachweisen; die Einziehung am unteren und, in geringerem Grade, am oberen Pole der Iris ist mit den von mir benützten Methoden meist leicht zu sehen. (Beer gibt an, daß er bei Fröschen „irgendwelche akkommodative Veränderungen am Auge vermißt" habe, erwähnt aber später, er habe bei einzelnen Exemplaren von *Rana temporaria* „eine eben wahrnehmbare Spur eines Vortretens der Linse beobachtet".)

Meine Versuche an Amphibien lehren, daß die Beerschen Angaben weder hinsichtlich des Mechanismus der Akkommodation noch hinsichtlich der topographischen Verhältnisse der Binnenmuskeln den Tatsachen entsprechen. Von anatomischer Seite war Tretjakoff (1906) in einer unter H. Virchows Leitung angestellten Untersuchung zu ähnlichen Anschauungen gekommen, wie ich jetzt von der physiologischen.

Ich stelle hier die für uns wichtigsten anatomischen Angaben aus Tretjakoffs Untersuchungen an Urodelen- und Anurenaugen zusammen.

Urodelen. „Der M. ciliaris, der als M. tensor chorioideae gelagert ist und nur aus meridionalen Fasern besteht, ist in der Zweizahl vorhanden, — M. tensor chorioideae dorsalis und M. tensor chorioideae ventralis. Die Sache steht nämlich so, daß der M. tensor chorioideae beim Salamander nicht als eine kontinuierliche Schicht von Muskelfasern sich darstellt, sondern temporal und nasal unterbrochen ist. Am besten sind die Muskelfasern in der Mitte des oberen und unteren Abschnittes des Auges entwickelt, nasal- und temporalwärts wird der Muskel dünner und schmäler. Die Muskelfasern sind meistens von Pigmentzellen eingefaßt und nicht immer deutlich zu sehen, da sie sehr nahe an der Sclera liegen. . . . Außer dem Tensor chorioideae ist in dem unteren Netzwerke des Kammerdreieckes noch ein Muskel, der als M. protractor lentis zu bezeichnen ist, vorhanden. Er wird auch aus glatten Muskeln zusammengesetzt und hat die Form eines rundes Stranges, der von der Spitze der Ciliarfalte nach vorn, nach unten und temporalwärts in dem Netzwerke des Hornhautwinkels zieht. Die muskulöse Natur der Fasern ist nicht schwer sowohl färberisch als auch morphologisch zu beweisen."

Anuren. „Nach meinen Untersuchungen sind beim Frosch zwei Muskeln vorhanden — M. protractor lentis dorsalis und ventralis —, die in der Mitte des dorsalen resp. ventralen Abschnittes des Glaskörpers gelagert sind. Beide Muskeln verlaufen jedoch geradlinig von der Spitze der betreffenden Ciliarfalte bis zur corneoscleralen Grenze. Beim Salamander und *Triton* existiert nur der M. protractor lentis ventralis, derselbe hat einen von demjenigen des M. protractor ventralis des Frosches durchaus verschiedenen Verlauf. Es ist daher anzunehmen, daß die akkommodativen Bewegungen bei den untersuchten Urodelen etwas anders als beim Frosche vor sich gehen".

Bei *Bufo* fand er „beide Mm. protractores lentis in derselben Lage wie beim Frosche, jedoch in einem bedeutend mehr entwickelten Zustande. Das gegen die mittleren Ciliarfalten gerichtete Ciliarende des Muskels zerfällt bei *Rana* nur in kurze Bündel, bei der Kröte dagegen teilt es sich in lange, dünne Muskelfaserbündel, welche nasalwärts und temporalwärts (jedoch nicht nach oben und unten) divergieren und sich an Balken des Kammerdreieckes anheften, welche weit von der Mitte entfernt sind".

Mit diesen anatomischen Befunden stehen die Ergebnisse meiner physiologischen Untersuchungen gut in Einklang: Die von mir nachgewiesene charakteristische Linsendrehung im Urodelenauge nach oben und vorn macht die Annahme einer von hinten unten wirkenden Kraft notwendig, die in dem von TRETJAKOFF beschriebenen Muskel gegeben ist, und die von mir beobachteten physiologischen Unterschiede zwischen Urodelen- und Anurenakkommodation entsprechen den von TRETJAKOFF beschriebenen Verschiedenheiten der Binnenmuskeln beider Arten.

Fig. 5 auf Taf. III zeigt die vordere Hälfte eines in Formol fixierten äquatorial halbierten Anurenauges (*Bufo agua*), von rückwärts gesehen, bei 6-facher Vergrößerung. In Fig. 37 ist der vordere Abschnitt des linken Auges einer *Salamandra mac.* wiedergegeben. An der tiefsten Stelle der Pupille sehen wir die kleine Ausbuchtung, von der eine feine leistenartige Erhebung nach unten zieht, welche der oben beschriebenen, bei Betrachtung von vorn sichtbaren Irisfurche entspricht. Schläfenwärts vom unteren Ende dieser Leiste entwickelt sich nahe der Iriswurzel eine schmale dunkle Sichel, die nach rückwärts in einem knopfartigen Gebilde endet; man sieht ohne weiteres, wie durch Zug in der Richtung dieses Gebildes die Linse nach oben vorn gerollt werden muß. Die Aehnlichkeit desselben mit gewissen von mir im Auge der Selachier und Ganoiden gefundenen Bildungen ist sehr auffällig. Bemerkenswert ist auch die bei allen von mir untersuchten Amphibienarten in ähnlicher Weise wiederkehrende Ungleichmäßigkeit der Entwicklung des Ciliarringes, insbesondere die eigentümliche, gerade Begrenzung nach vorn hin, als ob der Ciliarring hier abgeschnitten wäre.

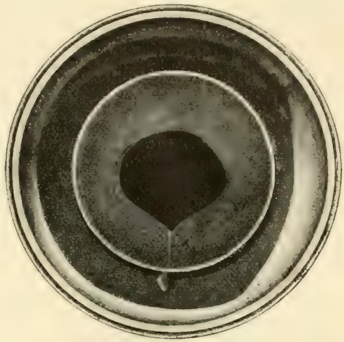


Fig. 37. Vorderer Abschnitt des linken Auges von *Salamandra mac.*, von rückwärts gesehen (vergr. 10:1).

C. Reptilien.

Bei Untersuchung der Akkommodation der Sauropsiden, die ich gemeinsam mit F. FISCHER vornahm (1908/9), benutzten wir im wesentlichen zwei neue Methoden: einmal die Beobachtung des überlebenden, äquatorial halbierten Auges von rückwärts bei sehr starkem auffallenden Lichte, dann das Studium der Spiegelbildchen der vorderen Linsenfläche von rückwärts. Die Reizung des Muskels erfolgte bei unseren Versuchen teils mit faradischen Strömen, teils mit $^1/_2$-proz. Nikotin, dessen Wirkung auf die Binnenmuskulatur des Auges H. H. MEYER zuerst nachgewiesen hat.

Die Untersuchung bei starkem auffallenden Lichte gibt ungemein schöne Bilder von den einschlägigen Verhältnissen und gestattet leicht völlig neue Einblicke in die Anatomie und Physiologie des Akkommodationsvorganges, da, wie wir zeigen konnten, bei allen untersuchten Tierarten die Akkommodationsmuskulatur nach der Enukleation noch eine halbe Stunde oder länger genügend erregbar

bleiben kann, selbst wenn der ganze hintere Augenabschnitt, ja sogar die vorderen Aderhautpartien und Teile des Ciliarkörpers entfernt werden.

1. Schildkröten.

Die bedeutsamsten Aufschlüsse erhielten wir bei Reptilien wie bei Vögeln durch das Studium der Spiegelbildchen der vorderen Linsenfläche von rückwärts. Da die Beobachtung hier durch kein Irisdiaphragma beschränkt ist und die Linsenbildchen an allen Stellen zwischen vorderem Pole und Aequator leicht wahrgenommen werden können, läßt sich auf diesem Wege die akkommodative Gestaltsveränderung der Linsenvorderfläche direkt wahrnehmen.

Versetzt man am frisch enukleierten, uneröffneten Schildkrötenauge die Binnenmuskulatur in Krampf, so kann man bei Betrachtung von vorn Folgendes feststellen (s. Fig. 38 R und A): Die Pupille wird durch Zusammenziehung der Irismuskeln enger, während aber in Akkommodationsruhe das ganze Irisgewebe annähernd eine Ebene bildet, sieht man im kontrahierten Zustande in der Nähe der Pupille

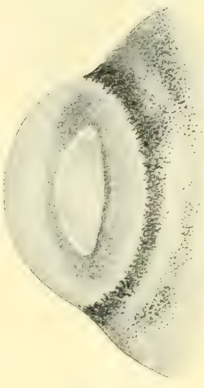


Fig. 38 R.

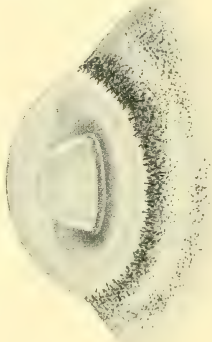


Fig. 38 A.

Fig. 38. Vorderer Abschnitt eines uneröffneten Schildkrötenauges. R in Ruhe, A in Akkommodation.

eine ziemlich tiefe, scharf begrenzte, nach hinten gerichtete Furche in der Iris; der pupillarwärts von dieser gelegene Irissaum ist nach vorn aufgeworfen, so daß ein kurzer, nach vorn offener Trichter zustande kommt. Durch diesen tritt die Linse in der Weise hervor, daß die mittleren, der vorderen Polgegend entsprechenden Teile stark, die etwas seitlich von ihr gelegenen wesentlich schwächer gewölbt sind. Man kann an geeigneten Präparaten dieser Art ohne weiteres erkennen, daß die in die vordere Kammer ragenden Linsenpartien unmöglich Teile eines kugelförmigen Gebildes sein können, wie Beer angibt.

Bei faradischer Reizung eines normalen Auges sieht man bei Untersuchung von vorn mit der Binokularlupe das vordere Linsenbildchen einer passenden Lichtquelle plötzlich ungemein klein werden und rasch nach

vorn eilen, so daß man den Eindruck hat, als schösse es, indem es sich verkleinert, durch die Pupille hervor. Bei Aufhören der Reizung fährt es rasch zurück und wird dabei größer; die Erweiterung der Pupille erfolgt oft schon einen Bruchteil einer Sekunde früher. Solange der Kontraktionszustand der intraokularen Muskeln andauert, kann man bei passender schräger Blickrichtung dicht hinter der Pupille an der der Lichtquelle gegenüberliegenden Seite einen hellglänzenden, angenähert halbkreisförmigen Reflex an der Linsenvorderfläche wahrnehmen.

Bei Betrachtung der vorderen Hälfte eines äquatorial halbierten Auges von rückwärts sieht man folgendes: Die Ciliarfortsätze, die im ruhenden Auge peripher vom Linsenrande sichtbar waren, erscheinen während der Akkommodation so fest an die Linse gepreßt, daß sie an ihr plattgedrückt werden und zwischen je zweien nur eine schmale, tiefe Furche sichtbar ist. Die Beobachtung bei verschiedener Belichtung und verschiedenen Lagen des untersuchten Auges zur Lichtquelle lehrt, daß in der Tat die Gestalt der Linsenvorderfläche durch Anpressen der Ciliarfortsätze an die peripheren Linsenteile geändert werden kann.

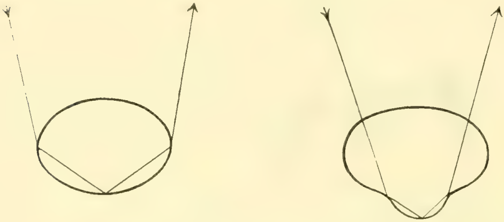
Im ruhenden Auge sieht man bei passender Stellung einer möglichst seitlich gehaltenen punktförmigen Lichtquelle den dieser gegenüberliegenden Teil des Linsenrandes auf eine mehr oder weniger große Strecke als feinste hellglänzende Linie, die ihre Lage bei Verschieben der Lichtquelle entsprechend ändert, so daß nur der dieser gegenüberliegende Randteil leuchtend erscheint. Im Augenblicke der Kontraktion des Ciliarmuskels wird, bei unveränderter Stellung der Lichtquelle, der vorher leuchtende Teil des Linsenäquators dunkel, und eine leuchtende, angenähert halbkreisförmige Linie tritt an dem entsprechenden, der Lichtquelle gegenüberliegenden Teile des Pupillenrandes auf. Bei Versuchen mit faradischen Strömen sieht man im Augenblicke des Stromschlusses die glänzende Linie vom Linsenrande nach dem Pupillenrande überspringen, im Augenblicke der Stromöffnung wieder an den Linsenäquator zurückkehren.

Die Linsenhinterfläche rückt im Augenblicke des Stromschlusses an solchen eröffneten Augen beträchtlich nach hinten, dabei wird sie stärker gewölbt, wie passende Betrachtung im Profil und Verkleinerung eines in der Nähe des hinteren Poles entworfenen Spiegelbildes zeigt. Der äquatoriale Durchmesser der Linse wird bei derartigen Reizversuchen meist nur unbedeutend, oft überhaupt nicht nachweislich kleiner; mehrfach hatten wir sogar den Eindruck, als nähme er um ein weniges zu.

Die Lichtlinie am Rande der ruhenden Linse kommt durch totale Reflexion zustande; ihr Verschwinden am Aequator und ihr Auftreten am Pupillenrande bei Kontraktion des Ciliarmuskels beweist, daß während der Akkommodation die vordere Linsenfläche nicht mehr gleichmäßig gewölbt ist, wie in der Ruhe, vielmehr jetzt nahe dem Pupillenrande ein Uebergang von weniger stark zu stärker gewölbten Partien stattfindet (vgl. Fig. 39).

Die hier geschilderten merkwürdigen akkommodativen Gestaltsveränderungen der vorderen Linsenfläche sind für unsere Auffassung vom Akkommodationsvorgange im Sauropsidenauge von so großer Bedeutung, daß wir sie auch noch auf andere Weise festgestellt haben;

doch ist es nicht möglich, hier auf Einzelheiten einzugehen. Nur ein Versuch, den ich kürzlich an den Augen verschiedener Schildkröten anstellen konnte, sei wegen seiner prinzipiellen Bedeutung für die Klärung schwebender Streitfragen erwähnt: Es gelang mir, Iris, Ciliarkörper und Linse im Zusammenhange so aus dem übrigen Auge herauszupräparieren, daß die beiden ersteren einen schmalen Ring um die Linse bildeten. Unter Wasser (in physiologischer NaCl-Lösung) konnte ich leicht das Präparat auf Wattefäserchen so auf die Seite legen, daß die angenähert sphärische Form der ruhenden Linse im Profil gut sichtbar war, wie es die (etwas



R Fig. 39. A



Fig. 40.

Fig. 39. Schema des Strahlenganges bei Auftreten der Lichtlinie in der Schildkrötenlinse (s. Text).

Fig. 40. Schildkrötenlinse, mit Iris und Ciliarkörper isoliert, R in Ruhe, A bei elektrischer Reizung des überlebenden Präparates.

schematisierte) Fig. 40 R zeigt. Bei Reizung mit schwachen Strömen sieht man aufs schönste Iris und Ciliarring sich zusammenziehen und die mittleren Teile der Linsenvorderfläche unter starker Wölbungsvermehrung nach vorn treten (s. Fig 40 A). Gab ich einige Tropfen einer 1-proz. Nikotinlösung zu der Flüssigkeit, in der das Präparat schwebte, so waren nach wenigen Sekunden Iris und Ciliarring maximal kontrahiert und die Linse hatte dauernd die akkommodierte Form angenommen; elektrische Reizung war jetzt ohne Wirkung. —

Durch die hier mitgeteilten Untersuchungen ist zum ersten Male der Akkommodationsvorgang im Schilkrötenauge klargestellt und ein bisher in der Tierreihe nicht nachgewiesener Mechanismus der akkommodativen Gestaltsveränderung der Linse aufgedeckt.

Die genauere Untersuchung der einzelnen Teile des Ciliarringes der Schildkröte führte mich (1912) zur Entdeckung einer eigenartigen Bildung an der nach unten gelegenen Partie des Ciliarkörpers: Bei Betrachtung des letzteren von rückwärts im auffallenden Lichte fand ich, daß regelmäßig zwischen den beiden nach unten gerichteten Ciliarfortsätzen ein beträchtlich tieferer und breiterer Zwischenraum sichtbar ist, als zwischen den übrigen Ciliarfortsätzen, die Linse zeigt an der entsprechenden Stelle regelmäßig eine flache, kolobomartige Einkerbung; der jenen tiefen Zwischenraum nach vorn (d. i. nasalwärts) begrenzende Ciliarfortsatz ist stets deutlich stärker als die übrigen (Tafel III, Fig. 6). Bei elektrischer Reizung werden die temporalwärts von dem starken Fortsatze gelegenen Partien, während sie gegen

die Pupillenmitte vorrücken, ansehnlich in der Richtung nach diesem Fortsatze hingezogen, während die nasal von der Lücke gelegenen Fortsätze ebenso wie alle übrigen nur in der Richtung nach der Pupillenmitte hin vorrücken. (Aehnliche, nur weniger ausgesprochene Bildungen fand ich bei verschiedenen Eidechsenarten.)

Die mikroskopische Untersuchung des Schildkrötenauges deckte an der eben beschriebenen Stelle einen verhältnismäßig sehr kräftigen, quer verlaufenden Muskel auf, der, wie ich vermute, die Aufgabe hat, durch seine Kontraktion die Wirkung der ringförmigen Binnenmuskulatur zu unterstützen. Jedenfalls hilft seine Zusammenziehung den Durchmesser des Ciliarringes verkleinern und erleichtert so die Entfaltung der Wirkung der übrigen Muskeln auf die Linse. Fig. 40a zeigt den Muskel auf einem Frontalschnitte, Fig. 4 auf Tafel III auf einem Sagittalschnitte.

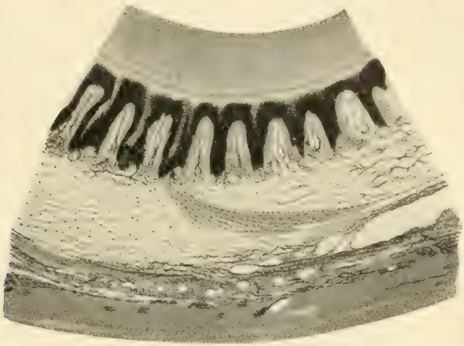


Fig. 40a. Frontalschnitt durch die untere Hälfte des Ciliarringes einer Schildkröte, zeigt den Transversalmuskel in seinem ganzen Verlaufe.

Von besonderem Interesse ist der hier zum ersten Male erbrachte Nachweis, daß bei verschiedenen Reptilien die gerade nach unten gelegene Stelle des Ciliarringes durch bisher nicht bekannte morphologische Eigentümlichkeiten ausgezeichnet ist, und daß neben der ringförmig angeordneten Muskulatur hier ein weiterer Muskel besteht, der die benachbarten Teile des Ciliarringes nasalwärts zieht. —

Die oben geschilderten Versuche über die Akkommodation der Schildkröte sind so leicht zu wiederholen und so eindeutig, daß ich darauf verzichten könnte, die früheren, sämtlich unzutreffenden Angaben über den fraglichen Vorgang aufzuführen. Da aber neuere Darstellungen die tatsächlichen Verhältnisse und die Entwicklung des ganzen Problems unrichtig wiedergeben, dürfte ein kurzer Ueberblick über die wesentlichsten Punkte der letzteren am Platze sein.

Beer (1898), der erste, der am Schildkrötenauge experimentierte, hatte vom Mechanismus seiner Akkommodation folgende Auffassung: „Kontrahiert sich der Ciliarmuskel, so werden die Ciliarfortsätze, die Chorioidea und das mit ihr fest verbundene hintere Ende der Zonula nach vorn und axialwärts gezogen, diese wird hierdurch und durch

den Zug an der Hornhaut und eventuell am Ligamentum pectinatum entspannt, so daß die Linse ihrer elastischen Gleichgewichtsstellung sich nähern, resp. sie annehmen kann; sie zieht sich dann in der Richtung ihrer Durchmesser zusammen und verdickt sich in der Richtung ihrer Achse." Weiter gab Beer an, daß der Krümmungsradius der Vorderfläche „bei der akkommodierten und bei der aus ihrer Spannung befreiten Linse zur Genüge übereinstimmt resp. bei dieser am geringsten ist". Er hält es nicht für ausgeschlossen, daß „durch die Kontraktion ringförmiger Muskeln im Ciliarteile der Druck im Glaskörperraume erhöht, ein Zurücktreten der Linse hierdurch verhindert, eventuell sogar ein leichtes Vortreten der Linse im ganzen — abgesehen von der Vorwölbung der Vorderfläche — bewirkt werden könnte". „Der Iris kommt keine wesentliche Rolle beim Akkommodationsspiel des Schildkrötenauges zu."

Zur Widerlegung der Beerschen Anschauungen genügt schon mein oben (p. 800) beschriebener Versuch an der mit Iris und Ciliarkörper isolierten Schildkrötenlinse. Zwar scheint in einer von Beer gegebenen Abbildung die Vorderfläche der Linse im Pupillargebiete stärker vorgewölbt, als es der Kugelform der ganzen Linse entsprechen würde; aber in seiner Darstellung betont er ausdrücklich, daß die Schildkrötenlinse bei Akkommodation im Auge sich ihrer elastischen Gleichgewichtsform nähere.

Den gleichen Irrtümern und Widersprüchen wie bei Beer begegnen wir bei Heine (1908). Er schreibt: „Den grundlegenden Beobachtungen Beers über den Mechanismus der Akkommodation (sc. bei den Schildkröten) kann ich nur zustimmen", und meint, man könne sich bei seitlicher Beobachtung „von der akkommodativen Entspannung der Zonula und der Wölbungszunahme besonders der vorderen Linsenfläche überzeugen". Der Linsenradius nehme hier von 5—6 mm bei Akkommodationsruhe auf 0,6—0,7 mm bei Akkommodation ab; „es muß also eine Art von Lenticonus anterior entstehen, wie ja auch schon von Beer abgebildet ist". Auch Heine nimmt also an, daß die starke Gestaltsveränderung der Vorderfläche durch Entspannung der Zonula zustande komme; durch einfaches Freipräparieren der Linse kann man sich leicht von der Irrigkeit dieser Annahme überzeugen. Die Irrtümer in einem späteren Aufsatze von Heines Schüler Wychgram (1910) hat F. Fischer (1911) eingehend richtiggestellt.

v. Pflugk hatte (1908) von der Akkommodation der Schildkröten folgende Vorstellung: „Wir finden also in der Akkommodation der Schildkröten eine komplette Analogie mit jener der Schlangen; wir wissen, daß diese Akkommodation durch die Kontraktion des Ringmuskels in der Iriswurzel erfolgt. Als Folge der Kontraktion dieses Muskels haben wir die Erhöhung des Glaskörperdruckes und Vorrücken der Linse bis zur äußersten Spannung der Zonulafasern, während die Linse ihre Form nicht ändert. Bei den Schildkröten wird das Vorrücken der Linse verhindert durch die akkommodative Muskellage („couche musculaire accommodative"), die in der Iris und auf den Augenwänden liegt. Daher haben wir das Vorrücken der Linse ausschließlich durch Zunahme der Wölbung des vorderen Linsenpoles ausgedrückt."

v. Pflugk versäumte, den fundamentalen Kontrollversuch am eröffneten Auge anzustellen, durch den man sich leicht von der Irrigkeit seiner Meinung überzeugen kann. Auch seine Angabe über Fehlen der Wölbungszunahme der Linse bei der Akkommodation der Schlangen ist nicht zutreffend.

Seine Meinung über die Schildkrötenakkommodation stützt v. PFLUGK hauptsächlich auf die Beobachtung, daß in Augen, die er zum Gefrieren brachte, während sie durch den faradischen Strom gereizt wurden, die Linse im Pupillargebiete einen vorderen Lenticonus zeigte, den ja auch BEER abgebildet hatte (s. o.). Die Beweiskraft der v. PFLUGKschen Versuche wird aber schon dadurch wesentlich beeinträchtigt, daß er einen solchen Lenticonus, wenn auch in geringerem Grade, mehrfach auch im ruhenden Auge fand, daß er in mehreren bei Reizung gefrorenen Augen auch einen hinteren Lenticonus erhielt, der bei der Akkommodation im lebenden Schildkrötenauge nicht vorkommt, und daß es ihm nach seinen eigenen Angaben nur „selten gelungen ist, die Iris in Myosis zu fixieren, da die Kälte zu langsam ins Augeninnere eindringt". Wenn v. PFLUGK angibt, die Hornhaut deformiere sich 24 Stunden nach der Enukleation durch Einsinken, so genüge hier der Hinweis auf die bekannte Tatsache, daß bei allen Schildkröten die Hornhaut bereits unmittelbar nach der Enukleation einsinkt, ja oft schon sofort nach Köpfen des Tieres, vor der Enukleation.

Daß die v. PFLUGKsche Gefriermethode nicht imstande ist, die Form der lebenden Linse genügend wiederzugeben, und zu einer Reihe irriger Angaben (z. B. über die Akkommodation bei Vögeln) führte, hat F. FISCHER (1906) in umfassenden, sorgfältigen Untersuchungen dargethan.

Nachdem unsere Versuche die Unhaltbarkeit der Hypothese v. PFLUGKs von der Gestaltsveränderung der Schildkrötenlinse durch Glaskörperdruck dargetan hatten, zog er noch zwei weitere Möglichkeiten mit folgenden Worten in Betracht: „Ob durch Steigerung des Glaskörperdruckes oder durch Reste des von HESS abgetragenen Glaskörpers die Grundlage gebildet wird, auf welcher der Lenticonus anterior sich aufbaut, oder ob schließlich durch die durch die Schwere der zurücksinkenden Linse (nach Abtragung des Glaskörpers) gespannten Zonulafasern die Bildung eines Lenticonus anterior ermöglicht wird, spielt eine untergeordnete Rolle." Auch diese neuen Hypothesen v. PFLUGKs erledigen sich schon allein durch meinen oben erwähnten Versuch an der mit Iris und Ciliarkörper isolierten Linse.

2. Saurier.

Im wesentlichen den gleichen akkommodativen Veränderungen wie bei der Schildkröte begegnen wir bei den anderen von uns untersuchten Reptilien.

Die Saurier haben mit den Schildkröten die Starrheit der vorderen Scleralpartien gemeinsam, die hier im allgemeinen durch eine Reihe von Knochenplatten bedingt ist, welche dicht hinter der Hornhaut beginnen. Dementsprechend findet man bei Reizung meist kaum nennenswerte oder überhaupt keine nachweisbaren Veränderungen der Form des vorderen Augenabschnittes, zum Unterschiede von den Schlangen (s. u.), wo solche bei sämtlichen von uns untersuchten Arten deutlich waren. Das Vorrücken der Linsenvorderfläche bei der Akkommodation fanden wir bei allen Echsenarten verhältnismäßig unbedeutend.

Der Ciliarkörper sämtlicher von uns untersuchten Saurier zeichnet sich durch vollständiges oder fast vollständiges Fehlen der Ciliarfortsätze aus; er reicht als fast gleichmäßig ebene Membran bis dicht an den Linsenrand; bei manchen Arten sieht man vor diesem, nahe der Linsenvorderfläche, kleine Spuren von flachen radiären Erhebungen.

Bei Reizung rückt der ganze Ciliarkörper nach vorn und gegen die Augenachse vor; diese Verschiebung ist an äquatorial halbierten Augen auch nahe der Gegend des Aequators noch zu sehen, nicht selten treten hier bei der Kontraktion zirkuläre Falten auf und der freie Scleralrand wird nach innen umgebogen.

Von besonderem Interesse ist wieder die Beobachtung der von der vorderen Linsenfläche entworfenen Linsenbildchen von rückwärts. Die Versuche, die sich noch stundenlang nach der Enukleation mit stets gleichem Ergebnisse wiederholen lassen, zeigen eindringlich, daß auch hier wieder die in Akkommodationsruhe angenähert sphärisch gewölbte oder leicht abgeflachte vordere Linsenfläche bei Kontraktion der Binnenmuskulatur eine wesentlich von der Ruheform abweichende Gestalt erhält, indem durch Druck auf die peripheren Teile der Linsenvorderfläche deren mittlere Partien eine starke Wölbungsvermehrung erfahren. Daß auch hier, ebenso wie bei der Schildkröte, der Glaskörperdruck keine wesentliche Rolle spielen kann, zeigt das Auftreten des geschilderten Phänomens in Augen, bei welchen die ganze hintere Hälfte entfernt und der Glaskörper vollständig abgeflossen ist.

Die Veränderung der hinteren Linsenfläche bei Reizung ist verhältnismäßig unbedeutend.

Das Kleinerwerden und Vorrücken des vorderen Linsenbildes im Pupillargebiete bei Betrachtung von vorn und die Ausziehung sowie die Verdoppelung des etwa in der Mitte zwischen Aequator und vorderem Pole entworfenen Bildes bei Betrachtung von rückwärts konnten wir unter anderen bei *Lacerta agilis*, bei *Gongylus ocellatus* und bei *Agama inermis* feststellen. Bei allen fiel auch die starke Entwicklung des Ringwulstes der Linse auf, der hier infolge kleiner optischer Differenzen oft schon bald nach Eröffnung des Auges mit unseren Methoden sichtbar wird. Bei der Mehrzahl dieser Saurier kann man schon bei der von uns benutzten Lupenvergrößerung die einzelnen Fasergruppen der Linse leicht wahrnehmen.

Selbst in den kleinen Augen der Blindschleiche waren nach äquatorialer Halbierung die akkommodativen Gestaltsveränderungen der Linse und die dadurch bedingte Verdoppelung des vorderen Linsenbildchens wie bei allen anderen Sauriern leicht zu demonstrieren. Die Linse ist hier sehr weich, am Ciliarkörper von Fortsätzen keine Spur wahrzunehmen.

Bei Lacerta fanden wir die frische Linse weich, nur wenig härter als die der Schildkröte und viel weicher als die der meisten von uns untersuchten Schlangenarten; auffallend war die geringe Wölbung der Vorderfläche der aus dem Auge entfernten Linse.

Beim Chamäleon sieht man bei Reizung des frisch enukleierten Auges eine hochgradige Verkleinerung des in Akkommodationsruhe ziemlich großen vorderen Linsenbildchens im Pupillargebiete, die pupillaren Iristeile rücken gegen die Augenachse vor, gleichzeitig ziehen ihre peripheren Partien sich peripherwärts und beträchtlich nach rückwärts zurück: zwischen beiden liegt also eine mittlere Iriszone, die bei Reizung angenähert unbewegt bleibt. Die akkommodative Verengerung der Pupille ist, offenbar infolge dieser in zwei entgegengesetzten Richtungen auf die Iris wirkenden Kräfte, auch unmittelbar nach der Enukleation unbedeutend, die Pupille bleibt auch bei starker Reizung noch ziemlich weit. Bei Betrachtung von der Seite sieht man während der Reizung die ganze der Iris entsprechende Ebene sich eine Spur nach rückwärts verschieben. Zuweilen bemerkt man an den die Hornhaut einschließenden Knochenplättchen ein leichtes Einsinken ihres cornealen Randes. An der Hornhaut selbst sah ich in neueren Versuchen mehrfach während der Reizung des uneröffneten Auges nahe dem Limbus eine feine ringförmige Rinne auftreten, die mit Aufhören der Reizung wieder verschwand.

Die Hornhaut des enukleierten Chamäleonauges bleibt während der Beobachtung stundenlang klar und durchsichtig, so daß die Vorgänge an der Iris bei Reizung bequem studiert werden können; letztere waren 1/2 Stunde nach der Enukleation noch deutlich. Der Ciliarteil des Auges tritt frei von Fortsätzen bis dicht an den Linsenrand heran (HEINRICH MÜLLER gab an, daß beim Chamäleon statt der Ciliarfortsätze „nur kleine warzige Unebenheiten und, weiter vorn, ganz schwache meridional gestellte Leistchen vorhanden sind, welche jenen Namen kaum verdienen“, vgl. 1872).

3. Alligator.

Bei elektrischer Reizung des enukleierten Alligator-Auges ziehen die ovalen Pupillen sich zu einem schmalen vertikalen Spalte zusammen. Bei den schwächsten eben auf die Iris wirkenden Strömen bemerkt man regelmäßig beträchtliches Einsinken der Lederhaut insbesondere oben und unten: oft wird das oberflächliche Gewebe hier in eine Reihe feiner Fältchen zusammengezogen. Die seitlichen, mehr schiefergrauen Sclerapartien werden zuweilen eine Spur an die Hornhaut herangezogen, in anderen Fällen hat man den Eindruck, als würden sie bei Einziehung der oberen und unteren Partien leicht vorgebuchtet (vgl. den Abschnitt über die Schlangenakkommodation).

Das Alligatorauge ist so weich, daß es bei äquatorialer Eröffnung sofort zusammensinkt, weshalb die gewöhnliche Betrachtung von rückwärts wenig übersichtliche Bilder gibt. Der Ciliarkörper ist entsprechend der eben erwähnten Bildung der Lederhaut oben am mächtigsten, unten etwas weniger mächtig, zu beiden Seiten am schmalsten, die Ciliarfalten sind hier nicht nur kürzer, sondern auch kleiner und stehen dichter.

Bei Reizung ziehen sich die ganzen Ciliarteile von allen Seiten stark gegen die Linse hin zusammen, die Augenhüllen werden dabei mitgezogen, die Linse rückt (im eröffneten Auge) beträchtlich nach rückwärts; wiederholt konnten wir mit Sicherheit bei Betrachtung von rückwärts deutliches Größerwerden des vorderen Linsenbildchens wahrnehmen, wenn dieses in der Nähe des Aequators entworfen wurde. Danach ist auch für den Alligator eine, wenn auch unter den gegebenen Verhältnissen anscheinend nicht sehr bedeutende, Druckwirkung des Ciliarsystems auf die peripheren Teile der vorderen Linsenfläche, ähnlich wie bei den anderen Reptilien, wahrscheinlich. —

4. Schlangen.

Der Darstellung des Akkommodationsvorganges im Schlangenauge seien einige neue Befunde über die makroskopisch-anatomischen Verhältnisse vorausgeschickt, die wir hier erheben konnten und die für das Verständnis der fraglichen Vorgänge von Wichtigkeit sind.

Der vordere Scleralabschnitt ist bei allen von uns untersuchten Schlangen außerordentlich weich; er unterscheidet sich dadurch wesentlich von jenem der Saurier und ähnelt einigermaßen dem beim Alligator. Bei sämtlichen Nattern fanden wir konstant am uneröffneten, eben enukleierten Auge in der Sclera zwei kleine faltenartige Furchen, die dicht hinter der Corneoscleralgrenze beginnen und meridional bis nahe zum Aequator des Auges verlaufen; sie haben eine konstante Lage, die eine ist ziemlich genau nach hinten, die andere nach unten vorn gerichtet.

Bei Reizung frisch enukleierter uneröffneter Augen mit den schwächsten Strömen, die eben Verengerung der Pupille hervorrufen, werden die Scleralpartien in der Umgebung jener beiden Furchen be-

trächtlich gegen das Augeninnere eingezogen, so daß sie sich deutlich vertiefen, was im Hinblick auf Heines (1908) irrige Darstellung vom Akkommodationsvorgang im Schlangenauge hervorzuheben ist. Diese physiologische akkommodative Einschnürung der Sclera ist hier so beträchtlich, daß sie das Vorhandensein jener präformierten Scleralfurchen nötig macht. Bei Reizung werden gerade die an letztere angrenzenden, also besonders die nach hinten und die nach vorn unten gelegenen Scleralteile beträchtlich, die übrigen stets weniger oder überhaupt nicht nachweislich eingezogen, ja, letztere erfahren nicht selten eine deutliche, wenn auch sehr geringe Ausbuchtung nach außen.

Eine weitere Folge dieser auffälligen akkommodativen Deformierung des Auges ist ein bei genügender Vergrößerung am Schlangenauge nicht selten nachzuweisendes akkommodatives Vorrücken der gesamten Hornhaut nach vorn, so daß die Augenachse während der Akkommodation eine Spur verlängert wird.

Die Linse rückt bei der Reizung nach vorn, so daß ihr Abstand vom Hornhautscheitel sich auf ca. $^2/_3$ bis höchstens die Hälfte des Ruheabstandes verringert. Die Beobachtungen, bei welchen man diese Abstände bestimmt, müssen selbstverständlich an unter Wasser befindlichen Augen angestellt werden; man überzeugt sich dann leicht von der Irrigkeit einer Angabe Heines, nach der die Linse bei der Akkommodation bis zur Berührung mit der Hornhaut vorrücken soll: Tatsächlich bleibt immer, auch bei Reizung mit stärksten Strömen, ein beträchtlicher Zwischenraum zwischen beiden.

Sieht man von der Seite auf die Linse, so zeigen sich die pupillaren Irispartien stark hornhautwärts aufgeworfen, so daß von vorn her die hintere Irisfläche in mehr oder weniger großer Ausdehnung sichtbar wird. Oft hat man den Eindruck, daß die Wölbung der Linsenvorderfläche beim Vorrücken sich vermehre, doch war der Unterschied bei mehreren von uns untersuchten Schlangenarten zu gering, um mit dieser Methode ein sicheres Urteil zu gestatten. Bei verschiedenen Exemplaren der Ringelnatter (*Tropidonotus natrix*) und der Zornnatter (*Zamenis*) sahen wir indessen ein unzweifelhaftes, wenn auch nicht sehr bedeutendes Kleinerwerden des vorderen Linsenbildes bei Reizung.

Bei der Würfelnatter fanden wir in Uebereinstimmung mit Beer die Wölbungszunahme der Linsenvorderfläche viel ausgesprochener. Dementsprechend zeigt die Beobachtung des vorderen Linsenbildes von vorn her deutliche Verkleinerung desselben bei der Akkommodation. An Würfelnatteraugen unter Wasser kann man bei passender Stellung von Auge und Lichtquelle dicht hinter dem Pupillarrande bei Reizung eine glänzende, sichelförmige Reflexlinie auftreten sehen, ähnlich der bei der Schildkröte beschriebenen (s. p. 799), die mit Aufhören der Reizung wieder schwindet. Also auch so läßt sich die akkommodative Deformierung der in Ruhe mehr gleichmäßig gewölbten Linsenvorderfläche selbst am uneröffneten Auge von vorn her direkt nachweisen.

Die Beobachtung von rückwärts nach äquatorialer Eröffnung des Auges ist bei Schlangen schwieriger als bei den anderen Reptilienarten, weil die weiche Sclera sofort zusammensinkt und sich leicht über den Ciliarkörper legt. Man sieht bei den meisten Schlangenarten, wie dies schon Beer angibt, jetzt, nach Eröffnung des Auges, die Linse bei Reizung stark zurücktreten, während die Sclera sich in Falten legt. Dagegen war bei der Würfelnatter auch in solchen eröffneten Augen die akkommodative Deformierung der Linsenvorder-

fläche, das Verschwinden des Reflexstreifs am Linsenäquator und das Auftreten eines solchen am Pupillenrande deutlich und ähnlich wie bei der Schildkröte zu sehen.

Der Ciliarkörper besteht bei der Würfelnatter aus unregelmäßigen größeren und kleineren Halbkugeln, deren Kuppen bei Reizung vorrücken und durch Druck auf die Linsenvorderfläche abgeplattet werden. Bei der Ringelnatter fanden wir ihn flach, ohne Falten, bei der Zornnatter zeigte sich eine Reihe feiner radiärer Streifen als Andeutung von Ciliarfaltenbildung. Die Angaben von Cuvier und von Leuckart (1876), daß den Schlangen die Ciliarfortsätze fehlten, sind danach zu berichtigen.

Von besonderem Interesse erscheint bei unseren Untersuchungen am Schlangenauge der Nachweis eigener Einrichtungen (jener feinen Falten) im vorderen Scleralabschnitte, durch welche erst die starke akkommodative Deformierung der Augenhüllen möglich wird; wir begegneten ihr bei allen von uns untersuchten Schlangen.

Was die übrigen tatsächlichen Befunde angeht, so stimmen unsere Beobachtungen wesentlich nur darin mit Beer überein, daß wir ins-



Fig. 41 R. Fig. 41 A.

Fig. 41. Sektor des vorderen Augenabschnittes der Würfelnatter, von rückwärts gesehen. *R* Ruhe, *A* Akkommodation.

besondere bei der Würfelnatter eine beträchtliche akkommodative Verkleinerung des vorderen Linsenbildes fanden, bei manchen anderen Nattern aber eine solche vermißten. Die freipräparierte Würfelnatterlinse fanden wir wie Beer an der vorderen Fläche eine Spur weniger gewölbt, als die der Ringelnatter.

Es war nicht wohl anzunehmen, daß bei einer Abteilung der Reptilien der Mechanismus der Akkommodation prinzipiell von jenem verschieden sei, den wir für die anderen Reptilien hatten nachweisen können, und daß die Natur hier gewissermaßen wieder zu jenem ganz anderen Mechanismus der Refraktionsänderung durch Aenderung der Linsennetzhautdistanz bei unveränderter Linsenwölbung zurückgekehrt sei, wie Beer u. a. annehmen. Insbesondere war es wenig wahrscheinlich, daß bei 2 einander so nahe stehenden Arten, wie Ringelnatter und Würfelnatter, ein durchaus verschiedenes Akkommodationsprinzip herrschen sollte, das ja auch entsprechend verschiedene anatomische Einrichtungen erfordern würde.

Beer fand für die Ringelnatter eine Akkommodationsbreite von ca. 15–16 Dioptrien, für die Würfelnatter eine solche von 17 Dioptrien

oder mehr. Beide Tiere haben ähnliche Lebensgewohnheiten, gehen ins Wasser, fangen unter Wasser Fische usw. Sollte man da wirklich nur für die eine Art Akkommodation durch Wölbungsvermehrung der Linse, für die andere eine solche durch Ortsveränderung ohne Wölbungsvermehrung annehmen? Nachdem wir auch für Zornnatter und Ringelnatter eine wenn auch verhältnismäßig geringe akkommodative Wölbungszunahme der Linsenvorderfläche festgestellt haben, ist daran zu denken, daß vielleicht auch bei anderen Schlangen eine Wölbungsvermehrung der Linse vorhanden ist, aber von zu geringem Betrage, um mit den bisher benutzten, hierfür möglicherweise nicht genügend feinen Methoden der direkten Beobachtung der Linsenbildchen sicher erkannt zu werden.

Ueber einen Versuch, die durch Ortsveränderung der Linse bedingten Refraktionsänderungen im Schlangenauge zu berechnen, habe ich an anderer Stelle (1909) eingehend berichtet. Hier genüge die Angabe, daß bei Annahme gewisser, nach unseren Bestimmungen in Betracht kommender Werte für Radius der Hornhaut und Dicke und Radien der Linse durch Vorrücken der letzteren um den Betrag von 0,25 mm (der etwa dem größten wirklich in Betracht kommenden entsprechen dürfte) bei unveränderter Wölbung die von Beer tatsächlich gefundenen Refraktionsdifferenzen zwischen ruhendem und gereiztem Schlangenauge erklärt werden können. Auch ergibt meine Berechnung für das Vorrücken des Hornhautscheitels um nur 0,1 mm schon eine Refraktionserhöhung des Auges um mehrere Dioptrien. Natürlich ist aus solchen Berechnungen nur zu schließen, daß die Akkommodation im Schlangenauge durch Linsenverschiebungen ohne Krümmungsänderungen zustande kommen kann, nicht aber, daß sie so zustande kommen muß.

Da die Berechnung mir weiter ergab, daß eine sehr geringe Zunahme der Krümmung der Linsenvorderfläche des Schlangenauges schon sehr beträchtliche Zunahme der Brechkraft der Linse zur Folge hat, und da wir ferner bei einigen Schlangenarten, bei welchen bisher akkommodative Verkleinerung der vorderen Linsenbildchen vermißt wurde, eine solche nachweisen konnten, hat die Vermutung wohl am meisten für sich, daß der Akkommodationsvorgang bei der Mehrzahl der Schlangen nur dem Grade, nicht der Art nach von jenem verschieden ist, den wir für die übrigen Reptilien und unter den Schlangen selbst für die Würfelnatter zum ersten Male nachweisen konnten.

D. Vögel.

Die makroskopisch-anatomischen Verhältnisse des Ciliarsystems der Vögel sind, wenn auch in vieler Beziehung jenen bei Reptilien ähnlich, so doch zum Teile etwas andere als dort und bei den verschiedenen Vogelarten so verschieden, daß man z. B. auf den ersten Blick leicht den Ciliarkörper eines Huhnes von dem einer Taube unterscheiden kann, wieder andere Bilder zeigen die Raubvogelaugen und jene der Nachtvögel. Ueber hierher gehörige Einzelheiten habe ich früher (1909—1912) ausführlich berichtet.

Zu unseren Untersuchungen an Tagvogelaugen benutzten wir vorwiegend solche von Tauben und Hühnern, daneben auch solche von Gänsen, Sperlingen, Turmfalken, Sittichen (meist in mehreren Exemplaren): von Nachtvögeln untersuchten wir vorwiegend *Otus*, *Syrnium* und *Athene noctua* (tunlichst junge Tiere).

Ein äquatorial eröffnetes Taubenauge zeigt bei Betrachtung von rückwärts in starkem auffallenden Lichte das auf Tafel III, Fig. 3 wiedergegebene Bild: 104—108 Ciliarfortsätze sind auffallend ungleichmäßig um die Linse derart angeordnet, daß die nach oben und hinten oben gelegenen stärker entwickelt und um etwa die Hälfte länger erscheinen, als die der unteren Linsenpartie zugehörigen; die kleinsten und kürzesten Fortsätze finden sich etwas nach vorn von der Gegend des Pecten. Dicht vor dem Aequator der Linse sitzen die Ciliarfortsätze mit verbreiterter Kuppe dem Ringwulste der Linsenvorderfläche auf, so daß hier über 100 kleine braune Stempelchen auf die Linse zu drücken scheinen. Wiederum sind die der hinteren oberen Hälfte zugehörigen Stempelchen wesentlich länger und stärker entwickelt und reichen auf der Linsenvorderfläche weiter vor, als jene der vorderen unteren. Diese Ungleichmäßigkeit findet sich bei Nachtvögeln im wesentlichen in ähnlicher oder gleicher Weise wie bei Tagvögeln.

Ein entsprechendes Verhalten zeigt die Pupille insofern, als sie in der Regel nicht in der Mitte des Irisringes, sondern nach vorn unten von ihr gelegen ist, so daß auch die Irisfläche oben und hinten oben nicht unbeträchtlich breiter erscheint, als unten und vorn unten. (Ueber besondere Eigentümlichkeiten an den nach unten gerichteten Teilen des Ciliarringes im Tagvogelauge s. weiter unten.)

Bei Reizung des eben enukleierten und äquatorial halbierten Tagvogelauges sieht man bei Betrachtung der vorderen Hälfte von rückwärts sämtliche Stempelchen in der Richtung nach der Augenachse hin vorrücken, in der Regel die oberen deutlicher als die unteren. Bei längere Zeit gereizten, nicht mehr genügend frischen Präparaten rücken nicht selten nur die oberen Stempel vor und schieben die Linse vor sich her, so daß die unteren Stempel etwas zurückweichen. Auch die peripher vom Linsenäquator gelegenen Teile des Ciliarkörpers rücken mit den Stempeln gegen die Augenachse und ziehen sich selbst in solchen eröffneten Augen nach Aufhören der Reizung wieder rasch peripherwärts zurück. Während aber im menschlichen Auge die Bewegung des Ciliarkörpers gleichzeitig nach vorn (d. i. hornhautwärts) gerichtet ist, sieht man hier im Augenblicke der Reizung die der Linse anliegenden Kuppen der Ciliarfortsätze eine kleine Bewegung nach innen, ungefähr in der Richtung nach der Linsenmitte ausführen. Aehnliches läßt sich auch in Augen beobachten, bei welchen nur Hornhaut und Iris entfernt sind, der hintere Augenabschnitt aber unverletzt blieb.

Den schönsten und eindringlichsten Beweis für die akkommodative Formveränderung der vorderen Linsenfläche erbringt wieder die Beobachtung der vorderen Linsenbildchen von rückwärts mit der oben beschriebenen Methode: Im ruhenden Auge erscheinen die vorderen Linsenbildchen, in der angegebenen Weise untersucht, an den zirkumpolaren und den mehr peripheren Partien der vorderen Fläche angenähert gleich groß, d. h. es erscheint hier ein großer Teil der vorderen Linsenfläche angenähert sphärisch, erst in der Nähe des Aequators etwas abgeflacht.

Hält man eine angenähert punktförmige Lichtquelle so, daß ihr vorderes Linsenbild in der Umgebung des vorderen Poles gesehen wird, und reizt nun, so wird dieses, ohne seine Form wesentlich zu ändern, beträchtlich kleiner und rückt nach vorn (hornhautwärts).

Hält man die Lichtquelle so, daß ihr Bild an mehr äquatorialen Teilen der Linsenvorderfläche entsteht, etwa in der Nähe der Gegend, wo die Ciliarfortsätze dieser aufsitzen, so zeigt das vordere Linsenbildchen schon bei Akkommodationsruhe diesen Fortsätzen entsprechend kleine Unregelmäßigkeiten, die erkennen lassen, daß jene bereits im Ruhezustande leichte Unebenheiten an der Linsenoberfläche hervorrufen können; bei Reizung ändern sich die durch diese Unebenheiten hervorgerufenen Reflexe in unregelmäßiger Weise.

Wird aber die Lichtquelle so gehalten, daß das vordere Linsenbild ungefähr in der Mitte zwischen Aequator und vorderem Pole der ruhenden Linse erscheint, so sieht man im Augenblicke der Reizung das bis dahin angenähert runde Spiegelbild (nicht selten beträchtlich) größer werden und sich gleichzeitig gegen die Pupillenmitte hin stark in die Länge ziehen. Oft wird dieses langgestreckte Bild in der Mitte seitlich eingeschnürt oder zerfällt in zwei Bilder, von welchen das eine, dem vorderen Pole näher gelegene, in der Regel beträchtlich kleiner wird und nach vorn rückt.

Diese Veränderungen der Linse sind im allgemeinen in den ersten Minuten nach der Enukleation am schönsten und ausgiebigsten, ihr Umfang kann bei häufig wiederholten Reizungen schon nach 5 bis 10 Minuten wesentlich geringer werden. Regelmäßig fanden wir die akkommodativen Aenderungen der Linsenwölbung bei den Nachtvögeln viel geringer als bei den Tagvögeln (s. u.)

Von großer Bedeutung für das Verständnis des Akkommodationsvorganges im Vogelauge sind auch folgende Versuche:

Trägt man mit einer feinen Schere, am Pupillarrande beginnend, vom Irisgewebe immer mehr ab, so daß schließlich nur ein schmaler, ca. 1 mm breiter, der Iriswurzel entsprechender Saum übrig bleibt, so zieht sich auch dieser bei Reizung noch immer kräftig zusammen. Ist die Iris so weit abgetragen, so sind die der vorderen Linsenfläche stempelartig aufsitzenden Ciliarfortsätze schön zu sehen, und es ist bei jeder Reizung wahrzunehmen, wie sie, offenbar von dem sich kontrahierenden Irisreste gedrückt, sich nach vorn und einwärts schieben und auf die Linsenvorderfläche drücken. Die akkommodativen Aenderungen der von der Linsenvorderfläche entworfenen Spiegelbildchen sind zwar noch deutlich, aber viel geringer, als im normalen Auge. Ist die Iris vollends bis zu ihrer Wurzel entfernt, so sieht man bei Reizung wohl noch ein deutliches, wenn auch nur mehr wenig ausgiebiges Vorrücken der Ciliarfortsätze, aber keine nennenswerten Aenderungen der Linsenbildchen mehr.

Bei einem Huhne entfernten wir etwa $^2/_3$ der Iris bis zur Wurzel, das letzte Drittel blieb fast unverletzt stehen. Nach einigen Stunden wurde das Auge rasch enukleiert und sofort nach äquatorialer Eröffnung von rückwärts beobachtet. An den irisfreien Teilen hatte die Wölbungsänderung der Vorderfläche bei Reizung so gut wie vollständig aufgehört, in dem Sektor mit erhaltener Iris sah man bei jeder Reizung noch ausgiebige Irisbewegung und an den entsprechenden Stellen die Verlängerung, Ausziehung und Verdoppelung der nahe der Mitte der Vorderfläche entstehenden Linsenbildchen noch in ähnlicher Weise wie im normalen Auge.

Alle diese Beobachtungen zeigen, daß 1) die in der Iriswurzel vorhandene (schon von Krohn und H. Müller beschriebene) Muskulatur auch dann noch sich kräftig zusammenzieht, wenn von der Iris nur ein ca. 1 mm breiter basaler Saum übrig ist, und daß 2) die

Zusammenziehung dieser Irismuskulatur zweifellos von großer Bedeutung für die Wölbungsänderung der Linse ist. Wohl mag bei verschiedenen Arten ihr Einfluß auf letztere verschieden groß sein: daß aber auch schonende Entfernung der Iris die Fähigkeit der Wölbungsänderung der Linsenvorderfläche in hohem Maße beeinträchtigt, ist nach unseren Befunden nicht mehr zu bezweifeln.

Nach Einträufeln einer $^1/_2$-proz. Nikotinlösung in Augen mit normaler Iris findet man bald das im Pupillargebiete entstehende vordere Linsenbild sehr klein, das in den peripheren Teilen der Linsenvorderfläche entstehende dagegen größer geworden, als es ceteris paribus im ruhenden war; es erscheint, offenbar unter der Wirkung des Druckes von Ciliarfortsätzen und Iris, wie mit unregelmäßigen kleinen Knittern versehen; elektrische Reizung ist jetzt ohne Wirkung.

Durch alle diese neuen Beobachtungen ist der Nachweis erbracht, daß während der Kontraktion der Binnenmuskeln des Vogelauges die hier in Rede stehenden Teile einen vermehrten Druck auf die Peripherie der Linsenvorderfläche ausüben, der groß genug ist, um eine flach rinnenförmige Vertiefung derselben hervorzurufen und so die zirkumpolaren Linsenpartien stärker vorzuwölben. Die Linsenvorderfläche des Vogels ist in der Ruhe mehr oder weniger gleichmäßig gewölbt und entfernt sich während der Akkommodation beträchtlich von dieser Ruheform.

Welche Kräfte sind es, die die hier beschriebenen Verschiebungen und Linsenwölbungsänderungen bewirken?

Löst man an einem äquatorial halbierten Taubenauge Netzhaut und Aderhaut vorsichtig von den äquatorialen Scleralpartien nach vorn ab, so trifft man ca. $2^1/_2$—$3^1/_2$ mm vom Linsenrande entfernt auf einen schmalen, zu diesem ungefähr konzentrischen, oft bräunlich gefärbten Ring in der Sclera, von dem ein (schon von Brücke 1846 beschriebenes) ca. 1 mm breites, aus feinsten, glänzenden, sehr elastischen Fäserchen gebildetes Band entspringt, das nach der Linse zu, ungefähr 1—$1^1/_2$ mm vor deren Aequator, sich von außen an die mittleren Ciliarkörperpartien anheftet bzw. ganz in diesen aufgeht. Bei Reizung verbreitert sich dieses Band um ca. $^1/_3$ oder noch etwas mehr in der Weise, daß der sclerale Ursprung unbewegt an seinem Orte bleibt, die ciliare Insertionsstelle aber linsenwärts vorgezogen wird. Nach Schluß der Reizung zieht sich das Band, das wir als „ciliares elastisches Ringband" bezeichnen wollen, vermöge seiner großen Elastizität wieder rasch zu seiner ursprünglichen Breite zusammen.

Dieses auch auf den gewöhnlichen Schnittpräparaten leicht nachweisbare Band hat also einmal die Aufgabe, den bei der Akkommodation nach vorn verlagerten Ciliarkörper wieder in die Ruhelage zurückzuziehen, dann aber die, ein zu starkes Vorwärtsziehen der mittleren und hinteren Aderhautabschnitte bei der Akkommodation zu hindern. Der Muskel, der den Ciliarkörper nach vorn zieht, wird also durch dieses Band gewissermaßen daran gehindert, als „Tensor chorioideae" zu wirken. Daher dürfte die von mir vorgeschlagene Bezeichnung „Protractor corporis ciliaris" die funktionelle Bedeutung dieses Muskels richtiger wiedergeben, als jener gebräuchliche Name.

Uebt man bei Ablösen der Aderhaut eines frisch enukleierten, äquatorial eröffneten Auges in der oben angegebenen Weise einen

etwas stärkeren Zug an der Aderhaut aus, so reißt das ciliare Ringband ein, und es gelingt erst jetzt, den ganzen vorderen Abschnitt der Aderhaut nebst Iris und Linse aus den Augenhüllen zu entfernen, so daß anscheinend allein die derbe, zum Teile knöcherne, weißliche Scleralkapsel nebst Hornhaut zurückbleibt. Legt man aber diese auf die Elektroden und reizt, so wird man überrascht durch lebhafte und ausgiebige Bewegungen an der Corneoscleralgrenze, die beträchtlich gegen das Augeninnere verschoben wird. Es bleibt also bei solcher Präparation der Cramptonsche Muskel an der Sclera zurück, und seine Wirkung auf die Hüllen des Auges läßt sich wohl nicht schöner und eindringlicher vorführen, als durch diesen Versuch.

Da wir die elektrische Reizung an einem Taubenauge noch 4 Stunden (!) nach der Enukleation mit Erfolg vornehmen konnten, dürfte das so bequem zu beschaffende Objekt auch für die Muskelphysiologie von Interesse sein.

Die Untersuchung des Taubenauges von vorn ergab uns unter anderem folgendes: Versuche, die Verhältnisse im Kammerwinkel bei starkem auffallenden Lichte mit der Lupe zu studieren, wurden dadurch erschwert, daß bei Reizung die peripheren Hornhautteile sich in zahlreiche feine, zum Limbus konzentrische Fältchen legten. Daher wurde die Hornhaut bis nahe zu ihrem Rande abgetragen; nun sieht man allenthalben vom Scleralrande eine große Menge feinster glasheller Fäserchen schräg nach hinten ziehen und an der Iriswurzel sich anheften. Bei Reizung zieht sich die gesamte Iris, insbesondere auch ihre basalen Teile, zusammen, ihr ganzes Gewebe verschiebt sich beträchtlich gegen den vorderen Linsenpol zu; dadurch werden jene Fäserchen stark gespannt und gedehnt, bei Aufhören der Reizung verkürzen sie sich wieder, wobei sie die Iriswurzel, an der sie sich anheften, mit zurückziehen. Durchtrennt man mit einem Gräfeschen Messer diese Fäserchen, so sinkt die Iris beträchtlich nach hinten. Eine andere, noch größere Zahl solcher Fäserchen spannt sich von der Corneoscleralgrenze etwas mehr nach rückwärts zu den Stempelchen der Ciliarfortsätze. —

Mit den von uns entwickelten Methoden ist es leicht, auch bei verhältnismäßig wenig umfangreicher Akkommodationsbreite, z. B. bei Nachtvögeln, den Akkommodationsvorgang zu verfolgen. Besonders schöne, ja überraschende Bilder erhält man bei Vögeln mit sehr großer Akkommodationsbreite: Aus Untersuchungen, die ich (1910) anstellte, um zu ermitteln, ob und in welcher Weise das Auge der Tauchervögel den Anforderungen des deutlichen Sehens in Luft und unter Wasser angepaßt sei, ergab sich, daß dies durch Entwicklung eines enormen Akkommodationsvermögens geschehen ist. Beim Kormoran (*Phalacrocorax carbo*) fand ich eine Akkommodationsbreite von 40—50 Dioptrien oder etwas mehr; wie groß dieser Wert ist, zeigt ein Vergleich mit den Akkommodationsbreiten anderer Vögel und einiger Säuger: bei Nachtvögeln beträgt sie nach unseren früheren Bestimmungen nur etwa 2—3, höchstens 4 Dioptrien, bei Hühnern und Tauben 8—10 Dioptrien oder etwas mehr, beim Menschen selbst im jugendlichen Alter nicht mehr als etwa 14—16 Dioptrien. Vermöge seiner gewaltigen akkommodativen Linsenveränderungen kann der in Luft emmetropische Kormoran auch unter Wasser, wo er infolge der Ausschaltung der Hornhautbrechung um ca. 30 Dioptrien hypermetro-

pisch ist, doch Gegenstände noch deutlich sehen, die nur 5—10 cm von ihm entfernt sind.

Die weitere Untersuchung des Kormoranauges ergab diesem enormen Betrage der akkommodativen Brechkrafterhöhung entsprechend hochgradige Aenderungen an Linse und Ciliarkörper. Die Iris des Kormoranauges ist von leuchtender, fast rein grüner Farbe. Die Pupille zeigt, wenn man den Kopf fixiert, fast ununterbrochen ein lebhaftes Spiel von Erweiterung und Verengerung auch bei konstant bleibender Belichtung. Reizt man das Auge des lebenden Tieres nach Entfernen der Nickhaut und Anlegen passender Elektroden in der Nähe der Corneoscleralgrenze mit mäßig starken Strömen, so wird im ersten Augenblicke die Pupille enger, im nächsten Moment erweitert sie sich nicht unbeträchtlich, und gleichzeitig sieht man schon ohne besondere Hilfsmittel die Linse im Pupillargebiete unter starker Krümmungszunahme sich beträchtlich nach vorn wölben, während an der Iris nahe dem Pupillarrande ziemlich tiefe, regelmäßig konzentrische Falten sichtbar werden.

Bei der Akkommodation rückt das gesamte Irisgewebe so weit gegen die Augenachse vor, daß an der Peripherie ein den Uebergangsteilen zum Ciliarkörper entsprechender weißer Saum sichtbar wird, der bei Lupenvergrößerung aus feinsten radiären, grauen, jetzt straff gespannten Fäserchen gebildet erscheint. Diese Veränderungen lassen erkennen, wie beträchtlich hier auch der ciliare Rand der Iris bei der Akkommodation gegen die Augenachse hin verlagert wird (vgl. Fig. 42), während er im menschlichen Auge selbst bei maximaler Akkommodation seinen Ort nicht ändert; für das Verständnis des Akkommodationsvorganges sind diese Befunde von großer Bedeutung.

Nach Enukleation kollabiert schon in den ersten Minuten die Hornhaut, die hier eine überraschende Dicke zeigt: auf dem Schnitte erscheint sie an dem in Formol gehärteten Auge über einen Millimeter dick, nahezu doppelt so dick als die eines gleich behandelten Huhnauges.

Die Ciliarfortsätze sind beim Kormoran wie bei den anderen von uns untersuchten Vogelarten nicht allenthalben gleich breit, vielmehr ist auch hier der Ciliarring hinten am breitesten, vorn am schmalsten, der Unterschied nicht unbeträchtlich.

An der Linse fällt vor allem die erstaunliche Gestaltsveränderung der Vorderfläche bei elektrischer Reizung auf: das vordere Linsenbildchen schießt durch die Pupille nach vorn und wird viel kleiner, bei Aufhören der Reizung eilt es unter Größenzunahme wieder auf seine alte Stelle zurück. An dem hintern Linsenbildchen konnte ich keine deutliche Verkleinerung wahrnehmen; die gesamte hintere Linsenfläche rückt an den eröffneten Augen bei Reizung etwas nach hinten, der äquatoriale Durchmesser der Linse wird dabei deutlich, aber nicht viel kleiner. Bei Betrachtung des eröffneten Bulbus von rückwärts sieht man durch die Linse hindurch, daß bei Reizung die der Pupille zunächst gelegenen Iristeile nicht mehr, wie im ruhenden Auge, eine zur Achse angenähert senkrechte Ebene, vielmehr einen nach vorn (hornhautwärts) offenen Trichter bilden. Auch die oben (p. 810) eingehend geschilderten akkommodativen Aenderungen, Verdoppelungen usw. der vorderen Linsenbildchen sind im Kormoranauge besonders ausgiebig. Die Linse ist ungemein weich, leises Berühren, etwa mit einem Stecknadelkopfe, genügt, um ihre Form stark

zu ändern; sie ist weicher, als bei allen von mir bisher untersuchten Vögeln, und nur bei Schildkröten habe ich eine ähnlich weiche Linse gefunden.

Die bei elektrischer Reizung auftretenden Aenderungen an Linse und Ciliarkörper sind noch $^1/_2$ Stunde nach der Enukleation leicht hervorzurufen. Ein gleiches Bild zeigt sich einige Minuten nach Aufträufeln eines Tropfen 1-proz. Nikotinlösung auf das lebende oder das überlebende äquatorial halbierte Auge; auch hier wird die Pupille zunächst sehr eng, bald darauf etwas weiter, als im ruhenden Auge.

Ich legte zwei Bulbi, von welchen einer mit Nikotin behandelt, der andere unbehandelt gelassen worden war, für 2 Tage in Formol, danach brachte ich sie in eine Mischung von Eis und Kochsalz; nachdem sie durchgefroren waren, wurden sie sagittal durchschnitten. Die beiden mit dem Zeichnenapparate aufgenommenen Fig. 42 R und A zeigen den großen Unterschied zwischen der Form



Fig. 42 R.



Fig. 42 A.

Fig. 42. Schnitt durch die vordere Hälfte des Kormoranauges. R Ruhe, A Akkommodation.

der ruhenden und jener der akkommodierten Linse; erstere erscheint auf dem Schnitte angenähert gleichmäßig elliptisch, letztere zeigt die starke Vorwölbung des pupillaren Teiles der Linsenvorderfläche und ungefähr in der Mitte zwischen Aequator und Pol die rinnenförmige Einsenkung, die ich am überlebenden Auge mittels der Linsenbildchen nachgewiesen hatte. Auch die ausgiebigen Veränderungen an Iris uud Ciliarkörper des akkommodierenden Auges treten in diesen gehärteten Präparaten eindringlich hervor.

Der Akkommodationsvorgang bei den übrigen von mir untersuchten Vögeln ist von jenem im Kormoranauge nur dem Grade, nicht der Art nach verschieden.

Ich brauche nicht zu betonen, daß eine derartige Fixierung nicht entfernt mathematisch genau die Form der lebenden Linse wiedergibt und durchaus nicht alle Einzelheiten getreu festhält; so ist z. B. die Wölbung der Linsenvorderfläche um den Pol in vivo sicher stärker, als an dem hier gezeichneten fixierten Objekte. Wohl aber gibt das Verfahren die wesentlichen akkommodativen Gestaltsveränderungen der Linse wieder, wie sie mit den verschiedenen oben geschilderten Methoden schon am lebenden Auge sichtbar werden, und zeigt eindringlich den großen Unterschied zwischen der durchschnittlichen Form der Linse bei Ruhe und jener bei Akkommodation. Auch hier konnte ich nie etwas von einem Lenticonus posterior wahrnehmen.

Die Anpassung des Akkommodationsapparates an die gesteigerten Anforderungen beim Tauchen ist im Koromoranauge erfolgt: 1) Dadurch, daß die Linse wesentlich weicher ist, als bei den bisher untersuchten Vögeln. Diese interessante Tatsache steht in Einklang mit den früher von uns an zahlreichen Tieren erhobenen Befunden, nach welchen auch bei anderen Tierarten und -klassen die Linse im allgemeinen um so weicher gefunden wird, je größer das Akkommodationsbedürfnis des Tieres ist. 2) Durch besonders starke Entwicklung der Binnenmuskeln des Auges, welche die Gestaltsveränderungen der Linse (direkt oder indirekt) herbeizuführen haben, hier insbesondere des Muskels in der Nähe der Iriswurzel. Die Wirkung dieses letzteren als Compressor lentis tritt am überlebenden wie am fixierten Kormoranauge eindringlich zutage. 3) Durch besonders große Verschieblichkeit jener zirkumlentalen Gewebsteile, durch deren Annäherung an Linse und Iriswurzel die zur Akkommodation erforderliche Verschiebung der Iris erst möglich wird. Die einschlägigen Verhältnisse sind aus den Figuren 42 R und A leicht ersichtlich. —

Der Akkommodationsvorgang im Vogelauge ist durch die mitgeteilten Befunde in den wesentlichen Punkten aufgeklärt. Während man bisher nicht über Erörterungen hatte hinauskommen können, wie derselbe hier sein könnte, zeigen unsere Untersuchungen zum ersten Male, wie er wirklich ist. Denn mit den von uns entwickelten Methoden können wir den ganzen Vorgang vor unseren Augen sich abspielen lassen, wir brauchen die akkommodativen Wölbungsänderungen der Linse nicht mehr zu erschließen, sondern können sie direkt sehen.

Die Wölbungsvermehrung der Sauropsidenlinse erfolgt hauptsächlich durch Druck der Ringmuskulatur der Iriswurzel und der dahinter gelegenen Ciliarfortsätze auf die Peripherie der Linsenvorderfläche. Elastische Elemente, die wir in den zirkumlentalen Ciliarteilen reich-

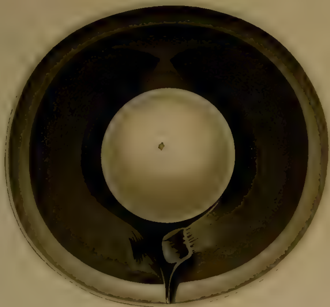
lich nachweisen konnten, wirken unterstützend, genügen aber allein, wie es scheint, noch nicht zu Herbeiführung nennenswerter Wölbungsvermehrungen. Damit dieser Druck möglich werde, müssen die Ciliarfortsätze eine Verlagerung nach innen, gegen die Augenachse hin, erfahren können; dies wird durch die Kontraktion der beiden anderen intraokularen Muskeln erreicht. Der Cramptonsche Muskel hat die Aufgabe, die Corneoscleralgrenze und die von ihr ausgehenden, zum Ciliarkörper ziehenden Befestigungsfasern des letzteren der Iriswurzel und dem Linsenrande zu nähern und so erst eine wirksame Iriskontraktion zu ermöglichen. Der Protractor corporis ciliaris (s. o.) dehnt das oben besprochene elastische ciliare Ringband und verschiebt den Ciliarkörper in der Richtung nach vorn und gegen die Augenachse; er wirkt somit im wesentlichen in ähnlichem Sinne auf die zirkumlentalen Partien des Ciliarkörpers wie der Cramptonsche Muskel, ohne ihn würden die elastischen Kräfte des Ciliarkörpers und die Kontraktion der Irismuskulatur nicht den gleichen Druck auf die Linse zur Folge haben können.

Veränderungen der Linsenhinterfläche sind bei den von uns untersuchten Vögeln anscheinend geringfügig bzw. überhaupt nicht nachweisbar. Niemals haben wir bei den Vögeln auch nur eine Andeutung von Rinnenbildung an der Linsenhinterfläche gesehen, wie sie v. Pflugk (1906) für Taubenlinsen beschrieben hat, deren Form er im akkommodierten Zustande durch Gefrierenlassen fixiert zu haben glaubte, eine Annahme, deren Irrigkeit Fischer (1906) eingehend dargetan hat.

Bei den verschiedenen bisher von uns untersuchten Vogelarten ist der Mechanismus der Akkommodation offenbar im wesentlichen ein ähnlicher oder der gleiche, aber die in Betracht kommenden Muskeln sind bei verschiedenen Arten verschieden stark entwickelt. Inwiefern für diese Verschiedenheiten die Lebensweise des Tieres, die Größe des ganzen Auges, Größe und Härte der Linse, die relative Lage der einzelnen Teile zueinander maßgebend sind, kann nicht erörtert werden; der Einzelforschung bietet sich hier eine Reihe neuer interessanter Aufgaben.

Ueber die Frage nach der Zonulaspannung während der Akkommodation des Vogelauges ist folgendes zu sagen: Die Verhältnisse im Vogelauge sind schon deshalb mit jenen im Menschenauge nicht ohne weiteres zu vergleichen, weil wenigstens die der vorderen Linsenfläche zugehörigen Zonulafasern hier eine andere Funktion haben als beim Menschen: Betrachten wir z. B. das Auge eines Huhnes, so sehen wir die ciliaren Stempelchen, der Linse unmittelbar aufsitzend, durch starke, zum Teile von ihnen selbst ausgehende Verbindungen innigst mit den anliegenden Teilen der Kapsel verbunden. Das dem vorderen Zonulablatte entsprechende Gewebe hat also im Vogelauge wesentlich die Aufgabe, eine möglichst feste Verbindung zwischen Linse und Stempelchen herzustellen, und es kann daher funktionell eine Mehrung oder Minderung ihrer Spannung nicht eigentlich in Frage kommen. Dagegen sehen wir schon von der Gegend der Ora serrata aus feine, jenen im menschlichen Auge ähnliche Zonulafasern direkt zur Linsenhinterfläche ziehen und mehr oder weniger weit vom Aequator in die hintere Kapsel übergehen. Würden diese Fasern bei der Akkommodation entspannt, so müßte der Druck von Iris und Ciliarfortsätzen auf die Linsenvorderfläche die Linse zurückdrücken, statt die von uns gefundene Wölbungsvermehrung herbeizuführen. Da aber auch im äquatorial halbierten Auge jener Druck noch eine starke Deformierung der Linsenvorderfläche herbeiführt, so folgt, daß auch während der Akkommodation jene hinteren Zonula-

1.



Zeus faber

2.



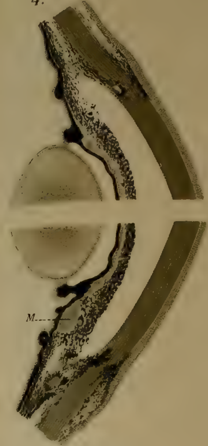
Seehund

3.



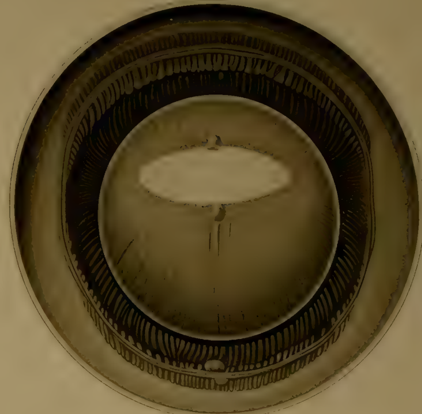
Taube

4.



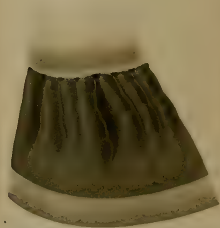
Schildkröte

5.



Bufo agua

6.



Schildkröte

7.



Scyllium

W Freytag gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith Anst v E.A.Funke Leipzig

fasern sich in gespanntem Zustande befinden müssen. Von einer akkommodativen Entspannung der Zonulafasern, wie wir sie im Affen- und Menschenauge sehen, kann somit beim Vogel nicht die Rede sein. Wohl ist freilich Aufgabe des CRAMPTONschen Muskels und des Protractor corporis ciliaris, die Ansatzpunkte der Gebilde, durch welche die Linse mit ihrer Umgebung in Verbindung steht, dem Linsenäquator zu nähern, so daß, wenn nicht gleichzeitig mit der Kontraktion dieser Muskeln die elastischen Kräfte an den Ciliarfortsätzen und insbesondere die Kontraktion der Ringmuskeln der Iriswurzel in Wirkung träten, es zu einer Entspannung des Aufhängeapparates würde kommen können. Letztere allein ist aber bei Reptilien und Vögeln noch nicht imstande, nennenswerte Wölbungsvermehrungen der Linse herbeizuführen. Diese erfolgen erst durch die Wirkung jener elastischen und Muskelkräfte, die in dem Maße weiter geht, als es die Kontraktion des CRAMPTONschen Muskels und des Protractor sowie der Irismuskulatur gestattet, so daß der Aufhängeapparat der Linse immer gespannt bleibt. —

Die Wölbungsvermehrung der Linse erfolgt, wie unsere Versuche lehren, bei Reptilien und Vögeln im wesentlichen in gleicher Weise, und zwar so, daß hier wie dort durch Druck der Binnenmuskulatur auf die vor dem Aequator gelegenen Partien der Linsenvorderfläche die peripheren Teile der letzteren abgeplattet, die um den vorderen Pol gelegenen stärker gewölbt werden. Zwischen Aequator und vorderem Pole entsteht dadurch eine nach vorn konkave, mehr oder weniger flache, rinnenförmige Einsenkung in der Linsenvorderfläche. Im Ruhezustande zeigt letztere eine der sphärischen sich nähernde Form, bei Akkommodation entfernt sie sich von dieser. Der Glaskörperdruck kann nicht von ausschlaggebender Bedeutung für das Eintreten der akkommodativen Wölbungsvermehrung der Linse sein, denn diese erfolgt auch in äquatorial eröffneten, ja auch in solchen Augen, bei welchen der Glaskörper und die ganze hintere Bulbushälfte vollständig fehlt. Der Akkommodationsvorgang im Sauropsidenauge ist somit ein durchaus anderer, als bis heute allgemein angenommen wurde. Auch von jenem im Menschenauge ist er im Prinzip grundverschieden, ja in einem Hauptpunkte ihm gerade entgegengesetzt: Während der Akkommodation steht bei Reptilien und Vögeln die Linse unter erhöhtem Drucke und entfernt sich dadurch von ihrer weniger gewölbten Ruheform, beim Menschen steht sie während der Akkommodation unter vermindertem Drucke und nähert sich dadurch ihrer stärker gewölbten Ruheform. Der Mechanismus, den wir im Affen- und Menschenauge finden, ist also nicht, wie man bisher allgemein annahm, ein altes Erbteil in der Wirbeltierreihe, vielmehr ein verhältnismäßig junger Erwerb, dem wir zum ersten Male im Säugerauge begegnen.

In der älteren Literatur finden wir fast ausschließlich theoretische Erörterungen über den Akkommodationsvorgang bei Vögeln, die sich auf anatomische Untersuchung und auf die Angabe CRAMERS (1853) gründeten, daß nach Entfernung der Iris aus dem Auge einer getöteten Taube bei Reizung keine Veränderung der Linsenbildchen mehr eintrat, weshalb er die vermehrte Linsenwölbung auf Iriswirkung zurückführte; gegen diesen Versuch wandte BEER (1892) ein, daß hierbei wohl das Ligamentum pectinatum mitverletzt worden sei. HEINRICH

Müllers Anschauungen (1857, vgl. 1872), die von Beer als „sehr gesucht und zum Teil unklar" bezeichnet wurden, stimmen im ganzen mit jenen von Cramer überein; er nahm für das Vogelauge wie für das menschliche einen „durch die Irismuskeln vermittels des Ciliarkörpers auf den Rand der Linse ausgeübten Druck" in Verbindung mit erhöhtem Glaskörperdrucke als Ursache der akkommodativen Wölbungszunahme an. Diesen Meinungen gegenüber entwickelte S. Exner (1882) auf Grund der gleichen anatomischen Daten die Hypothese einer akkommodativen Entspannung der Zonula für das Vogelauge. Aus den anatomischen Verhältnissen hat somit ein Teil der Autoren eine Kompressionstheorie, der andere eine Entspannungstheorie abgeleitet. Dies ist unter anderem auch deshalb von Interesse, weil auch neuerdings die Meinung vertreten worden ist, man könne durch morphologische Betrachtung allein eine genügende Kenntnis von der Physiologie der Akkommodation gewinnen; Franz (1909) wurde so zu irrigen Anschauungen über die Vogelakkommodation geführt (s. u.).

Sämtliche bisherigen Untersucher hatten angenommen, daß der Mechanismus der Akkommodation beim Menschen und Vogel im Prinzip der gleiche sei; dem einen Versuche von Cramer am Taubenauge, der zugunsten einer Drucktheorie zu sprechen schien, standen die ausgedehnten experimentellen Studien von Beer gegenüber, nach welchen die für den Menschen heute einwandfrei nachgewiesene Entspannungstheorie auch für das Vogelauge Geltung haben sollte.

Die von Franz (1909) auf Grund eingehender anatomischer Studien geäußerten Anschauungen über die Akkommodation im Vogelauge muß ich kurz erwähnen, da mehrfach irrigerweise angegeben wurde, ich hätte durch meine Untersuchungen die Franzschen Angaben „bestätigt"; tatsächlich ist aber mein erster Bericht über die Akkommodation bei Reptilien und Vögeln (Nov. 1908, Phys.-med. Gesellsch. Würzburg) etwa ein Jahr vor der Arbeit von Franz erschienen, und ich kam in allen wesentlichen Punkten zu anderen Ergebnissen als letzterer.

Franz schreibt unter anderem: „Die Linsenakkommodation kann nach der Lage der Muskeln nur durch den Müllerschen Muskel bewirkt werden. Sie ist also unabhängig vom Cramptonschen Muskel, dem Hornhautmuskel, und ebenso unabhängig von der Irismuskulatur". Ein Blick auf meine Abbildungen von der Kormoranakkommodation genügt, zu zeigen, daß gerade der Irismuskulatur an der Gestaltsveränderung der Linse ein wesentlicher Anteil zukommt.

Weiter irrt Franz mit der Angabe: „Die Linsenakkommodation kommt auch nach Hess ohne Beteiligung des Cramptonschen Muskels zustande, dieser Muskel dient vielmehr nur der Hornhautakkommodation". Ich habe eine derartige Meinung nicht geäußert, vielmehr die Bedeutung des fraglichen Muskels für die Linsenakkommodation, wie aus meiner oben (s. p. 816) wiedergegebenen Schilderung hervorgeht, wesentlich anders aufgefaßt.

Unzutreffend ist ferner folgende Annahme von Franz: „Das bekannte Ligamentum pectinatum iridis des Vogelauges mit dem Cavum Fontanae erachte ich nur für ein postmortales Zerreißungsprodukt, das entsteht, indem die Linse in die Leichenstellung übergeht". Mit den von mir benützten Methoden kann man das Faserwerk des Fontanaschen Raumes in seiner charakteristischen Anordnung und die Veränderungen, die es bei der Akkommodation zeigt, im lebenden bzw. überlebenden Vogelauge leicht zur Anschauung bringen.

Weiter meint Franz, daß das Vogelauge besser als andere Augen für die Akkommodation ausgerüstet sei, weil es außer der Linsenakkommodation die Horn-

hautakkommodation besitze. Demgegenüber darf ich darauf hinweisen, daß Beer bei einer Reihe stark akkommodierender Vögel (z. B. Huhn, Krähe und Taube) keine akkommodative Aenderung am Scheitel der Hornhaut nachweisen konnte, ferner, daß nach meinen Untersuchungen an Tauchervögeln hier auch nach Ausschalten der Hornhaut, also lediglich durch Linsenakkommodation, eine Refraktionserhöhung im Betrage von ca. 50 Dioptrien zustande kommt.

Kürzlich (1911) machte Franz die mit den Tatsachen nicht in Einklang stehende Angabe, daß die Helmholtzsche Akkommodationstheorie „mutatis mutandis auch für das Vogelauge gilt und wahrscheinlich richtig ist für den ursprünglichsten Akkommodationsmodus der Landwirbeltiere". Meine Versuche zeigen, daß der ursprünglichste Modus der Akkommodation der Landwirbeltiere wie auch die Akkommodation im Vogelauge mit der von Helmholtz für das Menschenauge aufgestellten Theorie nichts zu tun hat. —

Akkommodationsbreite. Im Anschlusse an die Darstellung der Vogelakkommodation im allgemeinen sei über einige unserer neuen Beobachtungen, zunächst über die Akkommodationsbreite bei verschiedenen Vogelarten berichtet, soweit diese biologisch von Interesse scheinen.

Man pflegte bisher allgemein den Vögeln besonders großes Akkommodationsvermögen zuzuschreiben und hat das Vogelauge als das Akkommodationsauge κατ' ἐξοχήν bezeichnet (Franz). Dies steht schon mit der Tatsache in Widerspruch, daß das Akkommodationsvermögen selbst der stark akkommodierenden Tagvögel doch noch kleiner ist, als, nach Beers Messungen, unter den Reptilien das der nicht besonders stark akkommodierenden Schlangen. Andere Reptilien akkommodieren bekanntlich noch viel stärker, insbesondere die Schildkröten (s. o.). Es wurde niemals auch nur die Möglichkeit berücksichtigt, daß etwa nach Lebensgewohnheit, Art und Zeit der Nahrungsaufnahme etc. wesentliche Unterschiede in der Akkommodationsfähigkeit verschiedener Vogelarten vorkommen könnten. Aus dem Umstande, daß einige Körner pickende Tagvögel eine beträchtliche Akkommodationsbreite haben (bei Tauben beträgt sie nach Heine 10—12 Dioptrien), schloß man ohne weiteres auf ein gleiches Verhalten bei allen Vögeln.

Als wir eine Reihe von Nachtvögeln (*Otus vulgaris*, *Athene noctua*, *Syrnium aluco*, ausschließlich junge Exemplare) skiaskopisch untersuchten, fanden wir bei Reizung mit schwachen wie mit starken Strömen nur eine verhältnismäßig geringe Akkommodationsbreite, im Durchschnitte nicht mehr als 2—3 Dioptrien, vereinzelt höchstens 4 Dioptrien.

Vergleichende Untersuchungen über die akkommodativen Aenderungen bei Tag- und Nachtvogelaugen stellten wir unter anderem in der Weise an, daß wir mit der Drüner-Brausschen Lupe die in der Umgebung des vorderen Linsenpoles entstehenden Spiegelbilder verschiedener passend gewählter Lichtquellen bei entspannter und bei angespannter Akkommodation beobachteten. Es ergab sich in zahlreichen solchen Versuchen, daß bei den von uns untersuchten Nachtvogelarten während elektrischer Reizung das vordere Linsenbild sich in der Regel überhaupt nicht merklich änderte; zuweilen schien es sich etwas zu verkleinern, aber um so geringe Beträge, daß ein sicheres Urteil kaum möglich war; dagegen ließ sich bei Hühnern unter gleichen Bedingungen regelmäßig und leicht ein deutliches, meist beträchtliches Kleinerwerden der vorderen Linsenbildchen feststellen. Auch am äquatorial eröffneten Auge fanden wir die akkommodative Wölbungszunahme der Linse bei den Nachtvögeln durchweg viel geringer als bei den Tagvögeln.

Die mitgeteilten Beobachtungen, durch die zum ersten Male der große Unterschied zwischen der Akkommodationsfähigkeit der Tag- und der Nachtvögel aufgedeckt wird, werfen auch neues Licht auf manche bisher unverständliche Untersuchungsergebnisse früherer Autoren, worauf hier nicht näher einzugehen ist.

Die Tatsache, daß bei Nachtvögeln die Akkommodationsfähigkeit nur so gering ist, kann wohl nur auf den ersten Blick befremdlich erscheinen. In erster Linie wird für die Entwicklung einer mehr oder weniger großen Akkommodationsbreite die Art der Nahrungsaufnahme maßgebend sein. Ich verdanke Herrn Prof. v. Reichenau-Mainz, einem ausgezeichneten Kenner auf diesem Gebiete, die folgenden Mitteilungen über die Nahrungsaufnahme der Nachtvögel: „Bei der Beobachtung im Freien ist es oft sehr schwer, wenn nicht unmöglich, zu entscheiden, ob sich ein Nachtvogel bei seinen Räubereien durch das Gesicht oder durch das außerordentlich gut ausgebildete Ohr leiten läßt; im allgemeinen möchte ich mich bei Räubereien auf bedecktem Boden, Buschwerk etc. hinsichtlich der Eulen, deren Hauptnahrung kleine Nagetiere und Spitzmäuse ausmachen, rückhaltlos für das Gehör aussprechen. Alle Tagraubvögel und alle Eulen ergreifen die Beute nur mit dem Fuß, niemals mit dem Schnabel, den sie nur gelegentlich als Mithilfe beim Töten, meist aber nur zum Zerkleinern größerer Beutestücke gebrauchen. Die Eulen streichen niedrig dahin, kehren plötzlich im Fluge um und erhaschen die Maus im Grase, ich glaube, sie haben dieselbe gehört. Die gleiche Beobachtung hat mir ein anderer Fachzoologe gemacht.“

Nach diesen Angaben bedürfen also die Nachtvögel nicht einer gleich ausgiebigen Akkommodationsbreite, wie die Körner pickenden Tagvögel (Hühner, Tauben). Ich zeigte früher, daß die Nachtvögel keiner sehr wesentlich ausgiebigeren Dunkeladaptation fähig sind als der Mensch, so daß sie bei der Dämmerung, während deren sie auf Raub ausgehen, kaum viel besser sehen dürften als wir. (Die Netzhautbilder sind infolge der weiteren Pupillen ceteris paribus etwas lichtstärker als bei uns.) Das relativ weniger große Bedürfnis nach scharfem Sehen beim Jagen in der Dämmerung und das Erfassen der Beute mit dem Fuße sind somit die Umstände, die die geringe Akkommodationsbreite der von uns untersuchten Nachtvögel verständlich machen.

Vom allgemein physiologischen Standpunkte erscheint die Tatsache interessant, daß ähnlich wie bei Säugern und Reptilien auch bei Vögeln die Fähigkeit der Gestaltsveränderung der Linse je nach der Lebensweise der Tierart sehr verschieden entwickelt und dieser aufs feinste angepaßt ist. Wir dürfen künftig nicht mehr, wie es bisher allgemein geschah, von der großen Akkommodationsbreite der Vögel schlechtweg sprechen.

Andererseits wissen wir aus den im ersten Abschnitte mitgeteilten Beobachtungen, daß viele Nachtvögel bei Tage ein ausgezeichnet scharfes Sehvermögen besitzen; und so lehren unsere Versuche auch, zu wie beträchtlichen Irrtümern es führen kann, wenn man, wie dies noch in der letzten Zeit geschehen ist, aus der Akkommodationsfähigkeit eines Auges Schlüsse auf dessen Sehfähigkeit zieht; denn gerade die Nachtvögel zeigen uns, daß ein vortreffliches Sehvermögen durchaus nicht eine große Akkommodationsbreite bedingt und daß also eine geringe Akkommodationsbreite auch nicht auf relativ geringe Sehschärfe zu schließen gestattet.

Man hört nicht selten sagen, besonders die Raubvögel müßten eine besonders große Akkommodationsbreite haben, da sie, aus großer Höhe ein kleines Tier erblickend, rasch auf dieses stoßen. Aber der Umstand, daß diese Tiere auch auf so große Entfernung scharf sehen, ist nicht maßgebend für ihre Akkommodationsbreite; denn sie nehmen nur eine kaum nennenswerte Aenderung der dioptrischen Einstellung ihres Auges vor, während sie sich ihrer Beute z. B. von 200 oder 300 m auf 5—6 m nähern. Erst zum Sehen in größerer Nähe wird ein größerer Akkommodationsaufwand nötig, und es hat z. B. das Huhn, das kleine Körner pickt, aber auch in die Ferne gut sehen muß, eine größere Akkommodationsleistung aufzuzubringen, als der Adler, wenn er aus der Höhe auf viel größere Beute schießt und diese vielleicht nur mit den Krallen packt.

Ueber die Härte der Linse bei verschiedenen Tierarten lagen bisher keine Untersuchungen vor; man hatte, wie es scheint, angenommen, daß dieser Härte für eine Tierklasse eine bestimmte Durchschnittsgröße zukomme; so sagt Rabl in seinem bekannten Linsenwerke, daß „die Linsen der Vögel noch weicher sind" als die der Reptilien. In so allgemeiner Fassung entspricht dies nicht den Tatsachen: Aus unseren Untersuchungen geht hervor, daß nicht die Tierklasse, sondern in erster Linie die Akkommodationsgröße jeder einzelnen Art für die mehr oder weniger große Weichheit ihrer Linse bestimmend ist, so daß in einer und derselben Klasse sehr verschieden weiche Linsen gefunden werden können. Die Akkommodationsgröße eines Tieres wird wesentlich bestimmt durch seine Bedürfnisse und Lebensgewohnheiten, und so lehren unsere Versuche die morphologisch wie physiologisch interessante Tatsache, daß die Lebensweise einer Tierart sich auch in der mehr oder weniger großen Härte der weder durch Gefäße noch durch Nerven mit dem übrigen Körper in Verbindung stehenden Linse bis zu einem gewissen Grade spiegelt.

Wir fanden unter den von uns untersuchten Reptilienlinsen die der Teichschildkröten am weichsten, die der meisten Nattern viel härter als jene. Aber selbst bei einander so nahestehenden Formen wie Würfelnatter und Ringelnatter ist die Linse verschieden hart, bei ersterer beträchtlich weicher als bei letzterer. Die Eidechsenlinsen sind weicher als die meisten Natterlinsen, aber deutlich härter als die der Teichschildkröte. Auch die meisten von uns untersuchten Vogellinsen, und zwar nicht nur jene der Nachtvögel, sondern auch die Hühnerlinsen, waren beträchtlich härter als die Schildkrötenlinsen, zum Teile sogar härter als die der Würfelnatter. Die Kormoranlinsen fand ich weicher als alle anderen Vogellinsen, und ähnlich weich wie jene der Schildkröte.

Bei den durch Ortsveränderung der Linse akkommodierenden Tieren (Amphibien, Fischen, Cephalopoden) sind die Linsen durchweg viel härter als bei den durch Formveränderung derselben akkommodierenden Sauropsiden und Säugern. —

Ringwulst. Auch die Frage nach der Bedeutung des Ringwulstes bringen unsere Untersuchungen der Lösung näher durch den Nachweis, daß der Ringwulst in der Tierreihe nur da auftritt, wo ein akkommodativer Druck auf die Linse und dadurch bedingte Wölbungsänderung derselben nachweisbar ist. Es ist danach wohl nicht zu bezweifeln, daß der auf das Sauropsidenauge beschränkte Ringwulst die Aufgabe hat, den von der Binnenmuskulatur des Auges auf die Linsenvorderfläche ausgeübten Druck in zweckmäßiger Form auf die

Linsenmasse selbst zu übertragen. Im Hinblicke auf unsere Ergebnisse ist von Interesse, daß schon H. Müller auf Grund anatomischer Betrachtung meinte, es wäre „vielleicht daran zu denken, ob nicht die Kompression der Linse von seiten des Ciliarkörpers dadurch besonders für die Mitte der Linse wirksamer wird, daß sie am Rande zunächst jenen Ring trifft, dessen Fasern mit ihrer Achse in der Richtung des ausgeübten Druckes stehen, oder ob etwa die Elastizität der Linse durch jene Anordnung eine vollkommenere wird“. Aehnlich äußerte sich auch Rabl mit der Annahme, „daß der Ringwulst, indem er den Druck, der von den Ciliarfortsätzen auf die Linse ausgeübt wird, auf die Linsenfasermasse überträgt, bei den Gestaltsveränderungen der Linse während der Akkommodation eine wichtige Rolle spielt“. Noch genügen unsere Kenntnisse nicht, um eine solche Auffassung im einzelnen durchführen zu können; mit Hilfe der hier entwickelten Methoden wird aber ein großer Teil der vorhandenen Lücken sich unschwer ausfüllen lassen.

Rabl (1900) hat auf einen interessanten Zusammenhang zwischen Ringwulstgröße und Fluggeschwindigkeit bei den Vögeln aufmerksam gemacht: den größten Ringwulst haben die schnellfliegenden Schwalben, den kleinsten Gänse und Enten. Im großen und ganzen scheinen, soweit sich dies bisher übersehen läßt, auch Beziehungen zwischen Akkommodationsbreite und Ringwulstgröße zu bestehen: so ist dieser bei den Nachtvögeln, deren Akkommodationsbreite wir so gering gefunden haben, beträchtlich kleiner als bei den Hühnern (vgl. Fig. 24a, p. 755). Aber die Akkommodationsbreite wird wohl kaum allein für die Ringwulstgröße bestimmend sein, denn wir finden z. B. bei der Teichschildkröte (nach Rabl) einen verhältnismäßig kleineren Ringwulst, als bei den von uns untersuchten Sauriern, während die Akkommodationsbreite bei letzteren wohl nicht unbeträchtlich kleiner ist als bei ersteren.

Die Schlangen besitzen keinen Ringwulst, die Mehrzahl der Schlangen zeigt nur eine relativ wenig bedeutende Wölbungsvermehrung der Linse bei der Akkommodation, bisher mit einziger Ausnahme der Würfelnatter (s. o.). Ob bzw. wie die eigentümliche Bildung einer besonders hohen Epithelschicht um den vorderen Pol der Schlangenlinse funktionell mit den fraglichen Verhältnissen zusammenhängt, muß noch dahingestellt bleiben.

In der Regel tritt nach Oeffnen des Sauropsidenauges bald eine deutliche Trübung des Ringwulstes ein, während die übrige Linse noch klar bleiben kann. So findet man z. B. in solchen Augen, wenn sie ca. 1 Stunde in Ringerscher Lösung gelegen hatten, den Ringwulst gelegentlich schon graulich, fast undurchsichtig und scharf gegen die noch klare Linsenmasse selbst abgesetzt. Man überzeugt sich an solchen Präparaten leicht, daß auch der Ringwulst, ebenso wie der Ciliarkörper des Vogelauges, nicht überall gleiche Breite hat, sondern z. B. beim Huhne oben und hinten oben, da, wo die Ciliarfortsätze am stärksten entwickelt sind, nicht unbeträchtlich breiter ist als unten und vorn unten. Sehr ausgesprochen sieht man eine solche Ungleichmäßigkeit auch beim Falken; bei Nachtvögeln ist sie zwar deutlich, doch weniger auffällig. —

Pecten. Endlich sei noch des Pecten gedacht, jenes merkwürdigen Gebildes, dem wir in zahlreichen Sauropsidenaugen in sehr verschieden starker Ausbildung begegnen. Am stärksten ist er bei Vögeln entwickelt, wo er vom Sehnerven bzw. einer nach unten gerichteten

Stelle der Bulbushüllen aus verschieden weit in den Glaskörper ragend gefunden wird; besonders fällt sein großer Gefäßreichtum und seine starke Pigmentierung auf. Eine beträchtliche Oberflächenvergrößerung ist bei den meisten Arten dadurch erreicht, daß das ganze Gebilde „Wellblechform" zeigt; beim Straußen stellt es sich als ebene Platte dar, die reich mit Querplatten besetzt ist (Sömmerring, Franz). Bei den Reptilien ist der Pecten im allgemeinen relativ weniger stark ausgebildet, vielfach, z. B. bei manchen Echsen, stellt er nur einen schwarzen konischen Zapfen dar, der vom Sehnervenkopfe mehr oder weniger weit in den Glaskörper ragt; bei anderen Reptilien, z. B. den Schildkröten, fehlt er vollständig.

Ueber die Funktion des Pecten gehen die Meinungen weit auseinander. Treviranus (1828) hatte gemeint, er habe die Aufgabe, die Linse nach vorn zu bewegen, Leuckart betrachtete (1876) ihn als Ernährungsorgan, Schleich schrieb ihm (1896) die Aufgabe zu, das monokulare und das binokulare Gesichtsfeld voneinander abzugrenzen, Ziem (1891) glaubte in ihm eine Art von Blende sehen zu können, die sich hinter der Pupille aufrolle, Rabl (1900) vermutete wegen seines großen Gefäßreichtums, er könne (ähnlich wie nach Rabls Meinung die Ciliarfortsätze) ein Regulator des intraokularen Druckes sein. Er weist darauf hin, daß der Pecten sich gerade bei jenen Tieren finde, „welche sich durch eine besonders schnelle Akkommodation auszeichnen und bei welchen in Zusammenhang damit der Ciliarmuskel aus quergestreiften Fasern besteht, also bei den Reptilien und Vögeln". Unter den Sauriern fand er ihn von besonderer Größe beim Scheltopusik und beim Chamäleon, bei welchen auch der Ringwulst der Linse am stärksten entwickelt ist. Demgegenüber möchte ich aber darauf hinweisen, daß bei den so außerordentlich stark akkommodierenden Schildkröten kein Pecten vorhanden ist, wohl aber bei den verhältnismäßig schwach akkommodierenden Nachtvögeln.

Im Hinblicke auf Rabls Vermutung untersuchte Abelsdorff (1910) mit dem Augenspiegel den Kamm bei elektrischer Reizung des lebenden, uneröffneten Auges, konnte aber „trotz der ophthalmoskopischen Vergrößerung bei zahlreichen Versuchen niemals die geringste Bewegung des Pecten nachweisen".

Franz (1908) betrachtet den Pecten des Vogelauges nicht, wie die meisten anderen Forscher, als ein Derivat der Aderhaut, vielmehr, da er mit Ausnahme seiner aus der Arteria ophthalmica stammenden Gefäße nur aus nervösem Gewebe bestehe, als ein Derivat des Sehnerven; ähnlich hatte schon Parreidt (1901) den Kamm genetisch von der Netzhaut abgeleitet. Franz beschreibt auf der Oberfläche des Pecten Sinneshaare und Sinneskölbchen und nimmt an, er bilde ein Sinnesorgan, das zur Perzeption intraokularer Druckschwankungen diene, die beim Akkommodieren durch die Bewegungen der Linse entstünden, „dem Vogel kommt dadurch wahrscheinlich die Entfernung des gesehenen Objektes schärfer zum Bewußtsein". Gegen diese Franzsche Auffassung hat sich kürzlich Blochmann (1911) gewendet; er zeigte in einer mit E. v. Husen angestellten Untersuchung, daß der Pecten „kein Sinnesorgan, ja überhaupt keine nervöse Elemente enthält" und lediglich eine Blutgefäße führende Gliawucherung sei.

In ausgezeichneten Untersuchungen wiesen Abelsdorff und Wessely (1909) nach, daß der große Gefäßreichtum des Pecten jedenfalls im wesentlichen mit seiner Bedeutung für die Ernährung des Glaskörpers zusammenhängt; dies kommt unter anderem darin

zum Ausdrucke, daß nach Ausreißen der Ciliarfortsätze der Pecten enorm hypertrophiert; doch kann er nicht die einzige Quelle des Glaskörpers sein, ja es mag der Aderhaut sogar die bedeutendere Rolle bei der Bildung des Glaskörpers zukommen, denn die beiden Autoren konnten durch Exstirpation des Pecten dessen relative Entbehrlichkeit nachweisen. Ob ihm neben dieser nutritiven auch eine optische Funktion zukommt, ist noch unentschieden.

Während es bisher als feststehend galt, daß der Pecten nur bei Sauropsiden vorkomme, gab neuerdings Johnson (1909) an, auch unter den Säugern bei der gesamten Familie der Aguti (Nager) einen von der Papille in den Glaskörper ragenden Pigmentkegel gefunden zu haben.

Die Verbindung zwischen vorderem und hinterem Augenabschnitte zeigt in der Wirbeltierreihe höchst interessante Verhältnisse, von welchen die wichtigsten in Kürze erwähnt seien.

Bei den Fischen ist diese Verbindung sehr ausgiebig, indem die Linse ja vielfach nicht einmal das ganze Pupillargebiet einnimmt, vielmehr in dessen nasalem Abschnitte einen „aphakischen Raum“ freiläßt (s. S. 727). Bei den Amphibien war schon nach dem von mir nachgewiesenen Akkommodationsmechanismus wie auch nach den ganzen anatomischen Verhältnissen eine solche offene Verbindung gleichfalls anzunehmen; die nach hinten vorragenden polsterartigen Knöpfchen auf der Irishinterfläche erleichtern offenbar die Erhaltung derselben. Auch bei den meisten bisher untersuchten Säugeraugen besteht wohl eine offene Verbindung zwischen vorderem und hinterem Augenabschnitte, für das Menschenauge konnte ich eine solche dartun durch den Nachweis, daß bei starkem Akkommodieren die Linse der Schwere nach heruntersinkt und bei Augenbewegungen schlottert, was einen stets gleich großen Druck in beiden Abschnitten zur Voraussetzung hat. Auch zahlreiche physiologische Experimente über die Verteilung injizierter Flüssigkeiten zeigen das Vorhandensein einer solchen offenen Verbindung durch die Spalträume zwischen Ciliarfortsätzen bzw. Iris und Linse im Säugerauge an.

Das Sauropsidenauge unterscheidet sich von dem der übrigen Wirbeltierklassen dadurch, daß bei ihm der Ciliarring mit der Linse innig verbunden ist und außerdem bei der Akkommodation die Iris fest an die peripheren Teile der Linsenvorderfläche gepreßt wird. Es schien mir danach wünschenswert, zu untersuchen, ob auch hier eine Verbindung zwischen Vorderkammer- und Glaskörperraum besteht, wie sie bei allen anderen Wirbeltierklassen leicht nachweisbar ist. Durch das akkommodative Vorrücken der Linsenvorderfläche muß, wenigstens bei den stark akkommodierenden Tagvögeln, eine merkliche Volumsverkleinerung des Vorderkammerraumes erfolgen; es war von Interesse, nach etwaigen Einrichtungen zum Ausgleiche dieser Volumsschwankungen zu suchen. Zu dem Zwecke spritzte ich (1912) kleine Mengen Fluoresceïn in die Vorderkammer von Tagvögeln und fand bei allen, daß dieses an der gerade nach unten gerichteten, dem Pecten gegenüber liegenden Stelle des Ciliarringes, etwa in der Mitte seiner Breite, nach hinten austritt. Der Versuch gelingt ebensowohl bei Einspritzen ins uneröffnete frisch enukleierte Auge, als auch dann, wenn man dieses zuerst äquatorial halbiert und danach Fluoresceïn in die vordere Kammer bringt. Die genaue Betrachtung der betreffenden Stelle des

Ciliarringes läßt bei allen Tagvögeln kleine Unregelmäßigkeiten in der Anordnung der Ciliarfalten erkennen, die bei verschiedenen Arten verschieden, oft nur unbedeutend sind, aber niemals fehlen. Ich habe an anderer Stelle die wichtigsten hierhergehörigen anatomischen Tatsachen geschildert.

Daß eine so wichtige Bildung bisher ganz übersehen werden konnte, liegt wohl zum größten Teile an den seit EXNER und BEER allgemein herrschenden irrigen Anschauungen über den Akkommodationsvorgang im Sauropsidenauge. Von anatomischer Seite war die erwähnte Unregelmäßigkeit in der Anordnung der nach unten gerichteten Ciliarfortsätze bei einzelnen Vogelarten von LIEBERKÜHN (1879) und von NUSSBAUM (1901) gesehen, aber fälschlich als eine Art von Mißbildung (Kolobom) ohne physiologisches Interesse aufgefaßt worden.

Bei Nachtvögeln konnte ich bisher die geschilderte, von mir bei allen Tagvögeln gefundene Bildung noch nicht nachweisen; doch erstrecken sich meine Versuche erst auf eine kleine Zahl von Tieren, so daß ich mir ein endgültiges Urteil vorbehalte. Sollte sich bestätigen, daß hier die fragliche Verbindung nicht vorhanden ist, so wäre an folgende Möglichkeit zu denken: Da, wie ich früher (gemeinsam mit F. FISCHER) zeigte, die Nachtvögel eine verhältnismäßig geringe Akkommodationsbreite haben, könnten die akkommodativen Volumsschwankungen der Vorderkammer hier so unbedeutend sein, daß jene Verbindung nach rückwärts nicht erforderlich wäre. Auch anatomisch konnte ich an der nach unten gelegenen Stelle des Ciliarringes bei Nachtvögeln nichts von jener bei Tagvögeln leicht nachweisbaren Bildung finden.

Bei der weitgehenden Uebereinstimmung des Akkommodationsmechanismus bei Vögeln und Reptilien lag es nahe, auch bei letzteren entsprechende Untersuchungen über die Kommunikation zwischen vorderem und hinterem Augenabschnitte anzustellen. Die Beobachtungen sind hier infolge der Kleinheit der meisten für mich in Betracht kommenden Reptilienaugen wesentlich schwieriger als z. B. beim Huhn. Bei Schildkröten, die ich bisher vorwiegend untersuchte, erfolgte nach Einführen feinster Kanülen in die vordere Kammer äquatorial halbierter Augen bei mäßigem Drucke starke Vertiefung der Kammer durch Zurückweichen von Iris und Linse, doch trat nie Fluoresceïn wie beim Tagvogel durch eine vorgebildete Lücke im Ciliarkörper nach rückwärts. Bei wesentlicher Erhöhung des Spritzendruckes zerriß das Gewebe des Ciliarringes an irgendeiner Stelle, und das Fluoresceïn ergoß sich jetzt unregelmäßig über die dahinter gelegenen Partien. Ich kann bisher noch nicht mit Bestimmtheit angeben, in welcher Weise im Schildkrötenauge die akkommodativen Volumsänderungen der vorderen Kammer ausgeglichen werden, und ob dazu vielleicht die Verschiebungen der Flüssigkeit nach dem Aderhautraume hin genügen, die hier in ähnlicher Weise erfolgen können, wie ich es für das Vogelauge nachgewiesen habe: hier wie dort ist die Iriswurzel nicht, wie im Säugerauge, mit den Bulbushüllen innig verbunden, so daß der Vorderkammerraum in der Nähe des Kammerwinkels mit dem zwischen Sclera und Netzhaut gelegenen Aderhautraume in offener Verbindung steht. (Ueber die morphologischen Eigentümlichkeiten des Ciliarringes der Schildkröte vgl. p. 800).

E. Säuger.

Die anatomischen Verhältnisse im Säugerauge unterscheiden sich für die bisher untersuchten Arten von jenen bei den Sauropsiden in charakteristischer Weise dadurch, daß die Ciliarfortsätze bei den meisten Säugern nicht in so inniger Verbindung mit der Linse stehen wie dort, ja vielfach, wie beim Affen und Menschen, durch einen mehr oder weniger großen Zwischenraum vom Linsenrande getrennt sind. In dieser Beziehung unterscheidet sich also das Säugerauge anatomisch vom Amphibienauge weniger, als vom Sauropsidenauge. Dagegen ist ein fundamentaler Unterschied zwischen beiden darin gegeben, daß bei den Amphibien die Akkommodation durch Ortsänderung der Linse erfolgt, beim Säuger aber durch Wölbungsänderung, wesentlich ihrer Vorderfläche. Dies geschieht aber nicht, wie bei Reptilien und Vögeln, durch Druck der Binnenmuskeln auf die Linse, sondern, wie zuerst Helmholtz zeigte, durch Entspannung der bei Akkommodationsruhe mehr gespannten Zonulafasern.

Zur Beobachtung eignet sich das Affenauge gut, da unter den für ausgedehntere Untersuchungen vorwiegend in Betracht kommenden Säugerarten hier der Umfang der akkommodativen Aenderungen beträchtlich und von ähnlicher Größe ist, wie beim Menschen; er betrug bei den von mir (gemeinsam mit Heine) untersuchten Exemplaren 8 bis 10 Dioptrien oder mehr, was also der Einstellung eines normalsichtigen Auges auf 10—12 cm Abstand entspricht, während z. B. bei jungen Hunden (auch bei einem jungen Wolfe) elektrische Reizung des Ganglion ciliare nur eine Refraktionszunahme um 1—2,5 Dioptrien, lokale elektrische Reizung am Aequator des Auges in einigen Fällen etwas größere Refraktionszunahme zur Folge hatte. Bei Katzen betrug die Refraktionszunahme in der Regel nicht mehr als 2,0 Dioptrien, bei Kaninchen fanden wir keine sicher nachweisbare Refraktionserhöhung bei Reizung, Priestley Smith (1898) sah hier eine solche bis zu 4 Dioptrien.

Zur Untersuchung des Akkommodationsvorganges sind auch für das Säugerauge die von mir entwickelten Methoden der Beobachtung des überlebenden, äquatorial halbierten Auges von rückwärts bei starkem auffallenden Lichte den früher benützten weit überlegen, da sie auch hier gestatten, alle wesentlichen akkommodativen Aenderungen direkt wahrzunehmen und zu verfolgen.

Es gelingt am uneröffneten Affenauge leicht, einen Sektor der Sclera vom Aequator nach vorn so wegzupräparieren, daß die Aderhaut in der Gegend des Ciliarmuskels, ja auch dieser selbst frei zutage liegt, und auch hier kann man noch während mehr als 20 Minuten nach der Enukleation bei faradischer Reizung die Kontraktion des Muskels selbst und das dadurch bedingte Vorrücken der ihm nach hinten anliegenden Aderhautpartien leicht beobachten. Selbst wenn durch einen vom Aequator nach vorn gerichteten Schnitt Aderhaut und Netzhaut ganz durchtrennt sind und der Glaskörper frei zutage liegt, der nun zwischen die Schnittränder tritt, kann man bei Reizung ausgiebiges Vorrücken der vorderen Aderhautabschnitte wahrnehmen, wie es am uneröffneten Hundeauge Hensen und Völckers (1868) mittels durch die Augenhüllen gestochener Nadeln festgestellt hatten, deren äußeres Ende bei elektrischer Reizung sich nach hinten bewegte.

Untersucht man nach äquatorialer Halbierung und Entfernung des hinteren Abschnittes die vordere Hälfte eines eben enukleierten Affenauges bei starkem auffallenden Lichte von der Glaskörperseite her, so sieht man leicht, daß schon im ruhenden Auge die Ciliarfortsätze vor dem Linsenäquator liegen, und daß sie, wie ich schon früher gelegentlich meiner Untersuchungen am Menschenauge betonte, bei Reizung nach vorn und gegen die Augenachse vorrücken. Es ist mir neuerdings wiederholt möglich gewesen, im wesentlichen die gleichen Veränderungen an überlebenden, (wegen Aderhauttumoren) frisch enukleierten Menschenaugen festzustellen. Diese Versuche bestätigen und erweitern die Befunde, die ich früher bei physiologischer Beobachtung am lebenden Menschenauge erhoben und den von mir vertretenen Anschauungen über den Akkommodationsvorgang zugrunde gelegt habe.

Die akkommodativen Aenderungen bei den meisten anderen Säugern, soweit sie bis jetzt bekannt sind, unterscheiden sich von jenen beim Affen und Menschen nur dem Grade, nicht der Art nach; sie sind der meist wesentlich geringeren Akkommodationsbreite entsprechend weniger ausgiebig und weniger leicht zu verfolgen.

Es wird bekanntlich noch immer hier und da versucht, die SCHÖN-TSCHERNINGschen Ansichten über den Akkommodationsvorgang zu verteidigen, wonach der Ciliarkörper bei Kontraktion des Muskels nach rückwärts verschoben und die Zonula dadurch stärker gespannt werden soll. Die von mir entwickelten Methoden gestatten, wie wir sahen, die physiologischen Vorgänge, die Muskelzusammenziehung und die Verlagerung der anliegenden Aderhautpartien nach vorn hin auch am Affen- und Menschenauge leicht zur Ansicht zu bringen und so durch direkte Beobachtung aufs neue die Unhaltbarkeit jener Hypothesen darzutun. —

Nachdem unsere Untersuchungen einen tiefgreifenden prinzipiellen Unterschied zwischen der Vogel- und der Säugerakkommodation ergeben hatten, schien es mir von Interesse, zu ermitteln, ob schon bei den niedersten bekannten Säugern das für die höheren charakteristische Verhalten des Akkommodationsapparates bestehe, oder ob, wie in manchen anderen Beziehungen, so vielleicht auch hier sich ähnliche physiologische Verhältnisse wie bei Vögeln nachweisen lassen. Ich untersuchte eine junge *Echidna* von ca. 70 cm Länge. Bei Beobachtung der vorderen Hälfte des frisch enukleierten äquatorial halbierten Auges von rückwärts sieht man die einzelnen Ciliarfortsätze, die dichte Knäuel bilden und mit ihren Kuppen nicht bis zum Linsenrande reichen, vielmehr durch einen nicht unbeträchtlichen Zwischenraum von diesem getrennt sind. Bei elektrischer Reizung verengt sich die Pupille ziemlich langsam, die Ciliarfortsätze rücken deutlich, aber nur wenig vor; Verkleinerung des vorderen Linsenbildchens ist nicht sicher nachzuweisen; die Akkommodationsbreite des Tieres ist offenbar nur unbedeutend, was seiner vorwiegend nächtlichen Lebensweise entsprechen dürfte.

Der Mechanismus der Akkommodation zeigt also bei *Echidna* ebenso wie das anatomische Verhalten schon die für die höheren Säuger charakteristischen Eigentümlichkeiten und ist von jenem im Vogelauge grundverschieden. —

Nach meinen Beobachtungen über die Akkommodation des Kormoranauges war es von Interesse, zu erfahren, ob auch unter den Säugern bei jenen Arten, die in Luft und unter Wasser gut zu sehen

genötigt sind, sich Einrichtungen für eine besonders große Akkommodationsbreite finden. Ich begann mit Versuchen an Fischottern (1911); leider ist diese in Deutschland so selten geworden, daß ich trotz vieler Bemühungen bisher nur zwei lebende Tiere erhalten konnte. Von meinen Ergebnissen sind folgende von allgemeinerem Interesse.

Die Augen der Fischotter zeigen in Luft skiaskopisch emmetropische oder leicht hypermetropische Refraktion; Versuche, die akkommodative Refraktionserhöhung zu bestimmen, scheiterten daran, daß die Pupille bei Reizung sich fast vollständig schloß, so daß jetzt trotz des Tapetum nicht einmal ein heller Reflex wahrnehmbar war. Die Ciliarfortsätze zeigen nicht im ganzen Umkreise gleich starke Entwicklung; die nach hinten gelegenen sind stärker, etwas länger und ungleichmäßiger, die nach vorn gelegenen mehr keulenförmig und ohne solche Ungleichmäßigkeiten wie die hinteren; bei Reizung rücken sie von allen Seiten an den Linsenrand heran, die Pupille wird eng.

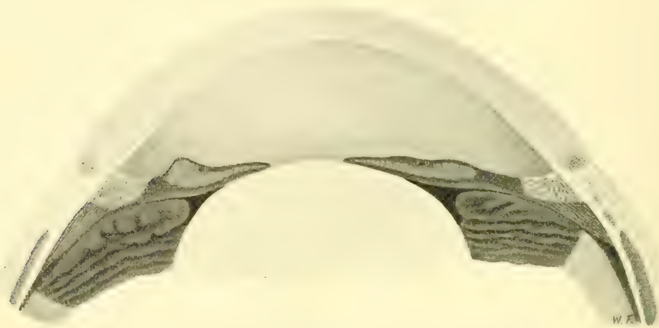


Fig. 43. Schnitt durch die vordere Hälfte des Fischotterauges; man sieht die enorme Entwicklung der Irismuskeln, die reichliche Balkenbildung im Kammerwinkel und die eigentümlichen Höhlen im vorderen Scleralabschnitte [s. Text].

Veränderungen der Linse sind wiederum wesentlich an deren Vorderfläche wahrnehmbar und mit Hilfe der vorderen Linsenbildchen in der oben (p. 810) geschilderten Weise leicht zu verfolgen. Meine Beobachtungen weisen darauf hin, daß die Gestaltsveränderungen der Linsenvorderfläche hier mindestens zum Teile durch Druck der starken Irismuskeln auf die Linse zustande kommen; jedenfalls können ausgiebige Wölbungsänderungen der Vorderfläche am eröffneten Auge erfolgen, auch ohne daß die Ciliarfortsätze sich der Linse merklich nähern.

An den fixierten und horizontal halbierten Fischotteraugen (vgl. Fig. 43) fällt vor allem die verhältnismäßig enorme Dicke der Iris auf, die in erster Linie durch mächtige Ausbildung zirkulärer Muskelfasern, daneben auch durch einen kräftigen Dilatator bedingt ist. (Der starke Dilatator der Fischotter wurde zuerst von Koganeï [1885] und von H. Virchow [1898] gesehen. Stock gibt [1902] eine zutreffende Beschreibung und Abbildung beider Irismuskeln.) Der Sphincter erscheint auf dem Schnitte durch feine bindegewebige Septen in mehrere Fächer geteilt, die, zum Teile ca. $^1/_2$ mm stark, vom pupillaren bis zum ciliaren Rande der Iris sichtbar sind. Die

Vorderfläche der Iris zeigt in den mittleren Teilen eine seichte, nicht allenthalben gleich deutliche zirkuläre Einsenkung, durch die jene Muskelbündel in eine pupillare und eine von dieser nicht scharf getrennte ciliare Hälfte geteilt werden. Nahe der Iriswurzel sieht man den pigmentierten, ziemlich kräftigen Ciliarmuskel und das stark entwickelte, unregelmäßig fächerförmig ausstrahlende Ligamentum pectinatum. Die Iris ist vom Ciliarkörper weniger scharf gesondert und an ihrer Wurzel weniger innig mit der Sclera verbunden, als wir es bei den meisten anderen Säugern zu sehen gewohnt sind. Die Sclera ist an und dicht hinter dem Ciliarkörper durch einen ansehnlichen, an mehreren Stellen von feinen sehnigen Streifen durchzogenen Hohlraum in eine äußere und eine innere Lamelle gespalten. Während die äußere Scleralamelle derb und fest ist, erscheint die viel dünnere innere so weich und nachgiebig, daß sie z. B. durch leises Berühren mit einem Sondenknopfe leicht nach innen oder außen bewegt werden kann; dadurch werden offenbar größere Verschiebungen der mit dieser Lamelle in Zusammenhang stehenden Teile des Ciliarkörpers, wie sie für ausgiebigere Akkommodation erforderlich sind, wesentlich erleichtert.

Im Hinblicke auf die geschilderten Eigentümlichkeiten des Akkommodationsmechanismus war es von Interesse, zu untersuchen, ob auch hier, wie bei den anderen von mir untersuchten Säugern, die Akkommodation ohne Einfluß auf den intraokularen Druck ist; derartige mikromanometrische Versuche konnte ich bisher erst an zwei Augen anstellen, in keinem war bei Reizung Drucksteigerung wahrzunehmen; doch behalte ich mir auch hier noch weitere Untersuchungen vor.

Schon durch die bisher mitgeteilten Tatsachen lernen wir einen interessanten Mechanismus im Fischotterauge kennen, durch welchen auf Grundlage der für das Säugerauge geltenden anatomischen und physiologischen Verhältnisse umfangreichere akkommodative Aenderungen ermöglicht sind, die auch hier, ebenso wie bei Tauchervögeln, durch das Bedürfnis bedingt erscheinen, in Luft und unter Wasser deutlich zu sehen. Das Mittel besteht in einer enormen Entwicklung der Irismuskulatur, die hier, anders als bei den meisten anderen bisher untersuchten Säugern, offenbar zu einem mehr oder weniger großen Teile die Gestaltsveränderungen der Linse herbeizuführen hilft. Die Art, in welcher die Irismuskulatur am Zustandekommen der Wölbungsänderungen der Linse mitwirkt, ist aber bei der Fischotter eine wesentlich andere als bei den Sauropsiden. —

Die anatomischen Verhältnisse des Ciliarringes zeigen bei verschiedenen Säugern große Verschiedenheiten, auf die hier nicht einzugehen ist. Von dem eigentümlichen Verhalten des Kammerwinkels und der Ciliarfortsätze beim Seehund kann Abbild. 2 auf Taf. III (nach einem Sagittalschnitte durch die peripheren Bulbuspartien) eine Vorstellung geben; die Fontanaschen Räume zeigen hier ein ungemein dichtes, schwammartiges, pigmentiertes Balkenwerk, die Ciliarfortsätze reichen als nicht gefältelte, bandartige Gebilde bis zur Linsenoberfläche.

F. Wirbellose.

1. Cephalopoden.

Die einzigen Wirbellosen, bei welchen bisher akkommodative Aenderungen sicher nachgewiesen und genauer untersucht wurden, sind die Cephalopoden.

Seit der Mitteilung von Beer, der (1897) zum ersten Male die einschlägigen Fragen experimentell in Angriff nahm, galt allgemein als feststehend, daß die Augen der Kopffüßer bei Akkommodationsruhe mehr oder weniger kurzsichtig seien und durch negative Akkommodation — Annäherung der Linse an die Netzhaut — aktiv für die

Ferne einstellten; Heine (1908) nahm eine doppelsinnige Akkommodation — Mehrung und Minderung der angeblich myopischen Refraktion des ruhenden Auges — an. Die Myopie sollte nach Beer bei verschiedenen Arten etwa 2—10 Dioptrien betragen. Vor Beer hatte man sich auf theoretische Erwägungen über den möglichen Akkommodationsmechanismus der Cephalopoden beschränkt; Langer, der (1850) den Akkommodationsmuskel entdeckte, glaubte ihn mit dem Brückeschen Tensor chorioideae des Wirbeltierauges identifizieren zu können und nahm an, daß beim Akkommodieren die Entfernung der Linse von der Netzhaut vergrößert werde.

Bei äquatorialer Eröffnung des Cephalopodenauges fließt der wie Wasser dünnflüssige „Glaskörper" [1]) so gut wie vollständig aus. Die Augenhüllen selbst sind so weich und dünn, daß sie sofort zusammenfallen. Um einen genügenden Ueberblick über den vorderen Abschnitt zu bekommen, fand ich es am zweckmäßigsten, die Hüllen an mehreren Stellen radiär einzuschneiden, worauf die einzelnen Zipfel sich leicht zurückschlagen und glatt ausbreiten lassen.

Der vordere Abschnitt des Cephalopodenauges, von rückwärts betrachtet, zeigt am gehärteten Präparate das folgende Bild: In der Mitte sieht man die runde, harte und einer hier in Betracht kommenden Gestaltsveränderung nicht fähige Linse, die im frischen Zustande für unsere Zwecke genügend genau als angenähert kugelig bezeichnet werden kann. An den etwa dem Aequator der Linse entsprechenden Stellen ist mit ihr ein bandförmiges Gebilde von überall angenähert gleicher Breite fest verbunden, das regelmäßige radiäre Streifung zeigt; wir wollen es kurz als ciliaren Ring bezeichnen. Peripherwärts von ihm treffen wir bei allen Cephalopoden auf einen zweiten, zu dem ersten im großen und ganzen angenähert konzentrischen Ring, der aber zum Unterschiede von jenem nicht überall gleiche Breite hat. Er ist durch wesentlich dunkler braune, bei Sepien fast schwarze Farbe ausgezeichnet und sowohl ciliarwärts wie netzhautwärts scharf begrenzt. Oben und unten ist er am schmälsten, vorn und hinten meist um mehr als die Hälfte breiter; wir bezeichnen ihn im folgenden kurz als Muskelring. Fig. 44a zeigt die einschlägigen Verhältnisse auf dem Schnitte.

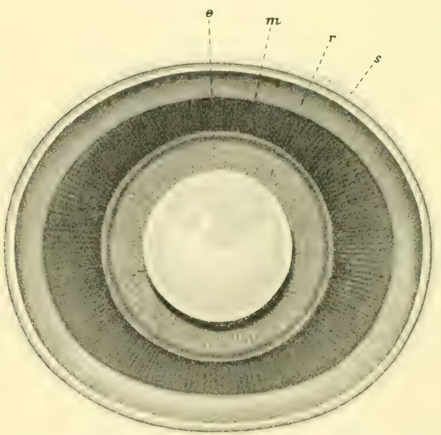


Fig. 44. Vorderer Abschnitt eines *Octopus*-Auges, von rückwärts gesehen. *c* Ciliarring, *m* Muskelring, *r* Retina, *s* Sclera.

Wird eine solche vordere Augenhälfte frisch mit faradischen Strömen gereizt, so sieht man Veränderungen ausschließlich ent-

1) Hier wie im folgenden benutze ich der Kürze halber die Bezeichnungen für die entsprechenden Gebilde des Wirbeltierauges, betone aber ausdrücklich, daß es sich beim Kopffüßer nicht um jene homologen Bildungen handelt.

sprechend dem Muskelringe auftreten. Damit soll nicht gesagt sein, daß der Muskel streng auf diesen Bezirk beschränkt sein müsse, wenn mir dies auch wahrscheinlich ist; es ist aber nicht ausgeschlossen, daß kontraktile Elemente auch noch eine kleine Strecke weit über die dem dunklen Pigmente entsprechenden Gewebspartien hinausreichen; für unsere nächsten Aufgaben ist dies unwesentlich.

Der Muskelring wird bei Reizung beträchtlich schmäler, im allgemeinen um so schmäler, je stärker der Strom ist; an der pigmentierten Oberfläche treten zahlreiche tiefe, konzentrische Falten auf. Die Abnahme der Breite des ruhenden Ringes bei Reizung ist gerade nach vorn und gerade nach hinten am stärksten. Bei einem *Octopus* konnten durch Kontraktion des Ciliarmuskels der vorderste und der hinterste Punkt des Muskelringes einander um ca. 4 mm genähert werden.

Während bei den Wirbeltieren der Ciliarmuskel an der inneren Oberfläche der Augenhüllen liegt und letztere kontinuierlich über ihn wegziehen, bildet bei den Cephalopoden die kontraktile Masse einen Teil der Augenhüllen selbst.



Fig. 44a. Schnitt durch die vordere Hälfte eines *Octopus*-Auges (Vergr. 5 : 1). *i* Iris, *k* Knorpel, *c* Ciliarring, *m* Muskelring, *r* Retina.

v. Pflugk (1910) glaubt mit seiner Gefriermethode vom Corpus epitheliale (= Ciliarring) „verschiedene Kontraktionsstadien" nachgewiesen zu haben, und ist deshalb geneigt, diesem eine gewisse Rolle bei der Akkommodation zuzusprechen; vielleicht stelle es selbst den Akkommodationsmuskel dar, „und der bisher als solcher angesprochene Muskel ist nur eine Druckregulierungsvorrichtung für intra- und extrabulbäre Druckschwankungen". Sollten sich v. Pflugks Angaben über akkommodative Aenderungen am Corpus epitheliale bestätigen, so erklären sie sich vielleicht aus der von mir schon früher angedeuteten Möglichkeit bezüglich der Ausbreitung der kontraktilen Elemente (s. o.); für seine Vermutung über die Rolle des bisher als Akkommodationsmuskel angesprochenen Muskels führt v. Pflugk keine Gründe an. Welchen Wert die Regulierung extrabulbärer Druckschwankungen haben kann, ist nicht ersichtlich.

Man kann leicht nach Abtragen der Iris ohne Eröffnung des Glaskörperraumes den Ciliarmuskel von außen zur Ansicht bringen; auch die Kontraktionen des Muskels bei elektrischer Reizung oder

nach Aufträufeln von Nikotin oder Muskarin (s. u.) lassen sich an solchen nicht eröffneten Augen aufs beste wahrnehmen; die dem Muskel entsprechende ringförmige Partie der Augenhüllen wird bei der Akkommodation deutlich verkleinert. Es ist also anatomisch nicht zutreffend, wenn man diesen Muskel einen Binnenmuskel genannt hat; ebenso läßt seine Funktion sich nicht mit jener der wirklichen Binnenmuskeln der Wirbeltieraugen vergleichen (s. u.).

Beobachtungen über die Akkommodation der Cephalopoden waren bisher nur am enukleierten Auge vorgenommen worden; gibt doch Heine an, daß nur an solchen Augen die Untersuchung möglich sei. Bei meinen Versuchen (1909) erkannte ich bald die Unmöglichkeit, durch Beobachtungen am enukleierten Auge brauchbare Resultate zu bekommen: infolge der großen Weichheit der Augenhüllen lassen sich, auch wenn das Auge unter Wasser auf Elektroden gelegt wird, so geringe Deformierungen, wie sie hier schon von ausschlaggebender Bedeutung werden können, nicht genügend sicher vermeiden. Daher entwickelte ich zwei neue Methoden, um die Akkommodation an dem in seiner normalen Lage und Umgebung befindlichen, fast oder ganz unberührt gelassenen Auge zu studieren.

Um den ersten Weg gehen zu können, mußte ich zunächst den Ciliarmuskel vom toxikologischen Standpunkte untersuchen, worüber bisher keine Beobachtungen vorlagen. Unter den von mir untersuchten Giften kommt in erster Linie dem Nikotin starke Wirkung auf die Cephalopodeniris zu, deren Dilatator durch dasselbe in Krampf versetzt wird, während es auf den Sphincter anscheinend ohne Wirkung ist. Die elektrische Erregbarkeit des einer Reihe von Giften gegenüber anscheinend sehr widerstandsfähigen Sphincter pupillae erlischt bei Einwirkung von Curare verhältnismäßig bald. Entsprechende toxikologische Untersuchungen des Ciliarmuskels ergaben folgendes: Atropin und Nikotin (ebenso Muskarin) wirken im Cephalopodenauge, ganz wie im Säugerauge, zunächst nicht auf den Ciliarmuskel selbst, sondern nur auf seine Nervenendigungen. Wie bei uns wird auch hier durch Atropin die Fähigkeit zu willkürlicher Innervation der Akkommodation aufgehoben, während die direkte Erregbarkeit des Muskels selbst lange erhalten bleibt; ebenso vermag Nikotin bzw. Muskarin Ciliarmuskelkrampf nur dann hervorzurufen, wenn der nervöse Apparat intakt und nicht etwa durch Absterben oder Atropinisieren funktionsunfähig geworden ist. Versuche mit 0,2-proz. Curarelösung ergaben mir übereinstimmend, daß in dieser meist schon nach 15 Minuten die Erregbarkeit der Ciliarmuskeln frisch enukleierter Augen auch für starke elektrische Ströme mehr oder weniger vollständig erloschen war.

Diese neuen Befunde gaben mir die Möglichkeit, im Cephalopodenauge ganz so wie im Menschenauge den Ciliarmuskel zu lähmen oder in Krampf zu versetzen. Dies war stets möglich, ohne das Auge zu enukleieren, vielfach gelang mir die Beobachtung am lebenden Tiere sogar, ohne daß ich den geringsten Eingriff am Auge selbst vornahm.

Meine nächste Aufgabe war die Ermittlung der normalen Refraktion des ruhenden Cephalopodenauges. Auch hier widersprechen meine Ergebnisse den herrschenden Anschauungen.

Meine skiaskopischen Refraktionsbestimmungen an verschiedenen Cephalopodenarten zeigten übereinstimmend, daß die Refraktion des

normalen ruhenden Cephalopodenauges niemals Myopie, wie BEER und HEINE angeben, sondern stets Emmetropie oder mäßige Hypermetropie ist. Daß diese bei zahlreichen frischen, unberührten Tieren gefundene Refraktion tatsächlich dem Ruhezustande des Auges entspricht, war mit Hilfe von Atropin oder Curare leicht nachzuweisen: die vorher gefundene Hypermetropie blieb nach Vergiftung der Tiere mit diesen Mitteln entweder unverändert oder nahm etwas zu.

Bei einigen Cephalopoden machte ich eine Iridektomie bzw. Iridotomie und konnte dann leicht den Einfluß künstlich erzeugten Akkommodationskrampfes auf die Refraktion verfolgen: Aufträufeln eines Tropfens Nikotin oder Muskarin verwandelt die vorher emmetropische oder leicht hypermetropische Refraktion des Cephalopodenauges in kürzester Zeit in eine Myopie von 12—14 oder noch mehr Dioptrien.

Um zu zeigen, daß auch ohne den kleinsten Eingriff, wie die Iridektomie in den vorhergehenden Fällen, an den völlig unberührt gelassenen Augen jene Krampfgifte die emmetropische Refraktion in hohe Myopie verwandeln, brachte ich einige Exemplare von *Sepia elegans* und von *Sepiola Rondelettii*, deren Emmetropie ich skiaskopisch ohne Eingriff festgestellt hatte, in toto in eine $^1/_4$—$^1/_2$-proz. Lösung von Nikotin in Seewasser: nach wenigen Minuten ergab die Skiaskopie 12—14 Dioptrien Myopie.

In weiteren Versuchen ermittelte ich die Beziehungen zwischen Akkommodation und Zentralorgan bei Cephalopoden.

MAGNUS hat (1902) gezeigt, daß man nach Freilegen des Gehirnes und Entfernen des Cerebralganglion bei Reizung bestimmter Partien der jetzt freiliegenden Zentralganglien Erweiterung und Verengerung der Pupille sowie Braunfärbung und Entfärbung der Iris hervorrufen kann. Dabei macht er folgende Angabe: „Einmal sah ich bei Reizung der hinteren Kommissur Bewegungen des vorderen Abschnittes des Augapfels, welche den von BEER beschriebenen Linsenbewegungen bei der Akkommodation glichen, so daß wir es hier vielleicht mit dem Akkommodationszentrum zu tun haben.“

Bei meinen Versuchen ging ich so vor, daß ich bei möglichst geringen Stromstärken mittels dicht beieinander stehender Elektroden die nach Abtragen des Cerebralganglion leicht zugänglichen Seitenteile der Zentralganglien von einem Mitarbeiter abtasten ließ, während ich ununterbrochen skiaskopierte. Regelmäßig ergab sich, daß die für gewöhnlich emmetropische oder leicht hyperopische Refraktion plötzlich in Myopie von 12—14 Dioptrien umschlug, sobald die Elektroden eine bestimmte Stelle in der Nähe des Ligamentes berührten, das von den hinteren Partien der Zentralganglien zur Seitenwand der Schädelkapsel zieht. Bei Aufhören der Reizung dieser Stelle verwandelte die Myopie sich sofort wieder in Emmetropie bzw. Hyperopie.

Hiermit ist es zum ersten Male in der Tierreihe gelungen, durch Reizung vom Zentralorgan aus Kontraktion des Ciliarmuskels und dadurch bedingte Refraktionserhöhung um 14 Dioptrien oder mehr hervorzurufen. Auch der Nachweis eines besonderen Zentrums für die Akkommodation des Cephalopodenauges scheint von großem Interesse.

Der von mir erbrachte Nachweis einer beträchtlichen Steigerung des intraokularen Druckes bei Kontraktion des Ciliarmuskels im Ce-

phalopodenauge (s. u.) ist für das Verständnis von dessen Akkommodationsmechanismus von großer Bedeutung. Ich zeigte oben, daß in einem *Octopus*-Auge die äußersten (zum Sehen nicht mehr in Betracht kommenden) Netzhautpartien durch Zusammenziehen des Muskelringes jederseits dem Linsenrande zum Teile um ca. 2 mm genähert werden können. Trotzdem ist an den der Skiaskopie zugängigen Teilen des Auges bei sonst gleich bleibenden Verhältnissen an Stelle der vorher vorhandenen Hyperopie hochgradige Myopie getreten. Dies ist nur dadurch möglich, daß der gesteigerte intraokulare Druck die Linse nach vorn drängt und daneben auch die so nachgiebigen Hüllen der hinteren Bulbushälfte ausbuchtet.

Hat man ein sorgfältig enukleiertes Cephalopodenauge vorsichtig unter Seewasser auf aufgefaserte Watte gelegt und fügt man dem Wasser einige Tropfen 1-proz. Nikotinlösung zu, so sieht man in der Regel nach kurzer Zeit den vorderen Abschnitt des Auges mit der Linse deutlich sich etwas vorwölben. Die Vorwölbung habe ich in gleicher Weise auch am lebenden Tiere selbst nach Nikotinisierung feststellen können. Dabei nimmt das Auge, das, von vorn betrachtet, im Ruhezustande mehr oder weniger deutlich queroval erscheint, eine mehr rundliche Form an. Dies entspricht der Tatsache, daß wir die sich zusammenziehenden Teile der Augenhüllen oben und unten verhältnismäßig schmal, vorn und hinten dagegen wesentlich breiter und demgemäß die Breitenabnahme hier beträchtlich größer finden, als oben und unten. (Mehrfach sah ich auch, besonders oben und unten, bei Ciliarmuskelkontraktion eine sagittale Falte im Bulbus auftreten).

Aus allen von mir angestellten Versuchen geht hervor, daß die akkommodative Drucksteigerung im Cephalopodenauge das Wesentliche, die Formveränderung des Auges Bedingende ist. Ohne sie wäre eine Akkommodation des weichen Cephalopodenauges nicht möglich. Die Kontraktion des Ciliarmuskels führt zu Verkleinerung der Oberfläche der Augenhüllen und damit zu leicht nachweisbarer, beträchtlicher Steigerung des Augendruckes; dadurch wird der vordere Augenabschnitt mit der Linse nach vorn gedrängt und ihr Abstand von der perzipierenden Netzhautschichte vergrößert.

Wir lernen somit hier einen weiteren, bisher nicht gekannten, merkwürdigen Mechanismus der akkommodativen Einstellung in der Tierreihe kennen; die Anschauungen von Beer und Heine bedürfen danach keiner Widerlegung mehr. —

2. Andere Wirbellose.

Bei anderen Wirbellosen als den Cephalopoden sind akkommodative Einstellungsänderungen bisher nicht nachgewiesen, bei einzelnen Arten werden solche auf Grund anatomischer Befunde angenommen; ich finde darüber in der Literatur folgendes:

An den Hauptaugen mancher Spinnen (*Lycosa*) finden sich Muskeln, von welchen Bertkau (1886, vgl. p. 786) annimmt, daß ein Teil derselben „den Augengrund seitlich verschieben kann und damit andere Teile des von der Linse entworfenen Bildes auf den allein perzipierenden, Stäbchen tragenden Teil bringt“; ein anderer Teil der Muskeln soll der Akkommodation dienen, indem sie die Retina der Linse nähern oder von ihr entfernen. Neuere Angaben über diese Muskeln macht Link (1908), der solche bei allen invertierten Spinnenaugen fand.

Für das Auge der Kammmuschel (*Pecten*) schließt Hesse (1900, vgl. p. 787) aus den von ihm gefundenen morphologischen Verhältnissen auf die Möglichkeit akkommodativer Aenderungen durch Gestaltsveränderung

der Linse, für das Alciopidenauge (1899) auf die Möglichkeit solcher durch Ortsveränderung der Linse; bei letzteren hatte GREEFF einen Muskel gefunden, den HESSE als Akkommodationsmuskel auffaßt. Der physiologische Nachweis solcher akkommodativer Aenderungen bei Alciopiden ist bisher nicht erbracht, es erübrigt sich daher, zu erörtern, ob sie in der von HESSE oder in einer neuerdings von DEMOLL (1909) angenommenen Weise vor sich gehen.

Bei Facettenaugen sind Einrichtungen, die auf akkommodative Aenderungen hindeuten, nicht bekannt. Die optischen Verhältnisse des Einzelocells machen es wahrscheinlich, daß ein solches verschieden weit entfernte Gegenstände innerhalb gewißer Grenzen angenähert gleich deutlich sehen kann. Die im zweiten Teile besprochenen anatomischen Verschiedenheiten der Front- und der Seitenaugen weisen darauf hin, daß die einen besser für die Wahrnehmung entfernter, die anderen besser für die naher Gegenstände geeignet sein dürften, besondere Akkommodationseinrichtungen daher nicht nötig erscheinen.

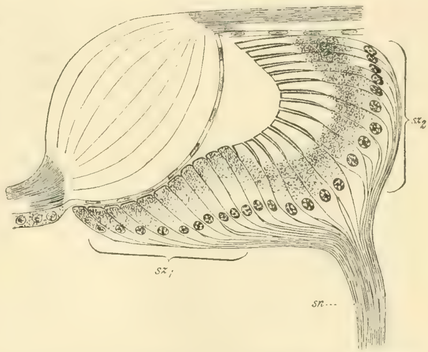


Fig. 45. Stirnocell von *Helophilus* (nach HESSE). sz_1 Sehzellen mit kurzem, der Linse dicht anliegendem rezipierenden Abschnitt. sz_2 von der Linse entfernte Sehzellen mit langgezogenem rezipierenden Abschnitte. *sn* Sehnerv.

Im Stirnauge der Fliege *Helophilus* ist die Aufgabe gleichzeitiger Einstellung für verschiedene Entfernungen nach HESSE in folgender Weise gelöst: Es finden sich zweierlei Sehzellen, solche mit einem kurzen und solche mit einem längeren lichtperzipierenden Abschnitte. Erstere liegen der Linse dicht an und erscheinen dadurch geeigneter, die von weit entfernten Gegenständen entworfenen Bilder aufzunehmen, während die längeren Sehzellen von der Linse weiter entfernt sind und daher ceteris paribus zur Aufnahme der Bilder näherer Gegenstände passender erscheinen. Die größere Länge dieser letzteren Sehzellen bringt HESSE damit in Zusammenhang, daß für nahe gelegene Gegenstände bestimmten Aenderungen ihres Abstandes vom Auge größere Verschiebungen des Bildortes entsprechen, als unter sonst gleichen Verhältnissen gleich großen Abstandsänderungen entfernter Gegenstände.

Für das Stirnocell der Libelle *Agrion* gibt HESSE (1908, vgl. p. 788) an, daß hier die Sehzellen in zwei Reihen hintereinander liegen; „die rezipierenden Elemente der zweiten Reihe beginnen etwa da, wo die der ersten Reihe aufhören“. Er meint, damit sei ein ausgesprochenes Entfernungssehen gegeben, indem fernere Gegenstände die distale, nähere die proximale Reihe der Sehzellen erregen sollen. „Ein Objekt, das sich auf den Ocell zubewegt, wird an einer Stelle eine plötzliche Veränderung der Erregung bewirken, wenn sein Bild von der einen auf die andere Reihe von Sehzellen übertritt: also eine besondere Art von Bewegungssehen.“ Diese Deutung scheint mir

nicht einwandfrei: Liegt das scharfe Bild eines leuchtenden Punktes eben auf der vorderen Sehzellenreihe, so liegt gleichzeitig von demselben Punkte auf der hinteren Reihe ein verwaschenes Bild, denn infolge der Durchsichtigkeit der vorderen Sehzellenreihe muß sich jeder Gegenstand gleichzeitig, im allgemeinen in verschiedener Schärfe, auf beiden Sehzellenreihen abbilden; eine plötzliche Aenderung der Erregung bei allmählicher Verschiebung eines Objektes ist ausgeschlossen.

Einfluß der Akkommodation auf den intraokularen Druck.

Im Hinblicke auf die viel erörterten Fragen nach dem Verhalten des intraokularen Druckes bei der Akkommodation stellte ich systematische Untersuchungen in größerem Umfange bei allen Wirbeltierklassen und bei Cephalopoden an (1909).

Zur Manometrie bediente ich mich vorwiegend des Heringschen Mikromanometers. Dieses besteht bekanntlich aus einer feinen Kanüle, an die ein kurzes, oben geschlossenes Kapillarröhrchen eingekittet ist; in dem geschlossenen Ende des letzteren befindet sich eine kleine Luftblase, die übrige Röhre, wie die Kanüle selbst sind mit physiologischer Kochsalzlösung gefüllt. Nach Einführen der Kanüle ins Auge sind auch sehr kleine intraokulare Druckschwankungen an Aenderungen des Flüssigkeitsmeniscus leicht zu erkennen. Die Versuchsanordnung ist demnach eine ziemlich einfache: das eben enukleierte und von anhängenden Muskeln freipräparierte Auge wird auf passend gebogene Nadelelektroden gelegt, nachdem die Kanüle in Vorderkammer oder Glaskörper eingeführt und durch ein Stativ in die gewünschte Stellung gebracht ist; der Meniscus in der Kapillare wird mittels Mikroskopes beobachtet. Es war so möglich, auch bei Augen von nur 4 mm Achsenlänge Druckschwankungen bequem zu verfolgen.

Bei einer größeren Reihe von Seefischen mit nachweislich umfangreichem Akkommodationsvermögen konnte ich, ebenso wie bei verschiedenen Süßwasserfischen, eine akkommodative Drucksteigerung mikromanometrisch nicht nachweisen. Eine Aenderung der Augenform bei Reizung war bei keinem der genannten Fische festzustellen.

Ebenso hatten alle mikromanometrischen Versuche bei Amphibien negatives Ergebnis.

Unter den Reptilien habe ich bisher manometrische Versuche an Alligator, Eidechse, Würfelnatter und Schildkröte angestellt. Bei allen trat im Augenblicke der Reizung rasche Steigerung des Augendruckes ein, nach Aufhören der Reizung ging der Druck etwas weniger rasch wieder zur Norm zurück. Die Druckschwankungen erfolgten ungefähr in dem gleichen Tempo wie die akkommodativen Aenderungen, die an passend hergerichteten Augen von einem zweiten Beobachter gleichzeitig verfolgt wurden.

Für die Schildkröte gab v. Pflugk (1908) (ohne genauere Mitteilung über seine Methodik) an, manometrisch akkommodative Drucksteigerung gefunden zu haben; Heine (1907) dagegen stellt das Vorkommen einer solchen hier wie überhaupt in der ganzen Tierreihe nachdrücklich in Abrede.

Auch beim Vogel ergab die mikromanometrische Beobachtung am enukleierten Auge in ähnlicher oder gleicher Weise wie bei den Reptilien bei jeder Reizung Zunahme des Binnendruckes. Solche Versuche wurden für verschiedene Vogelarten mit wesentlich gleichem Ergebnisse wiederholt; insbesondere ließ auch bei enukleierten Nacht-

vogelaugen, die nach unseren oben erwähnten Untersuchungen im allgemeinen nur eine geringe Akkommodationsbreite (von höchstens 4 Dioptrien) haben, Beobachtung mit dem Heringschen Mikromanometer bei jeder Kontraktion der Binnenmuskulatur deutliches Steigen des Druckes im Glaskörper und in der vorderen Kammer erkennen.

Für die beiden Wirbeltierklassen, bei welchen die Akkommodation durch Druck der Ciliarfortsätze auf die vordere Linsenfläche zustande kommt, finden wir also wiederum übereinstimmendes Verhalten, deutliche akkommodative Drucksteigerung; diese erscheint aber nicht als ein für das Zustandekommen der Akkommodation wesentlicher Faktor, denn letztere erfolgt in beträchtlichem, wahrscheinlich vollem Umfange auch am eröffneten Auge, also bei Fehlen jeden Augendruckes.

In gleicher Weise wie bei den Sauropsiden untersuchte ich 5 Augen von Affen und 3 Augen von Hunden unmittelbar nach der Enukleation. In keinem Falle war bei Reizung, selbst mit stärksten Strömen, auch nur die kleinste Aenderung des Augendruckes wahrzunehmen.

Die weittragende prinzipielle Bedeutung der einschlägigen Fragen machte es wünschenswert, die beim Affen erhaltenen Ergebnisse noch weiter zu kontrollieren. Dies geschah durch Herrn Kollegen Wessely, dessen Manometer Messung und Registrierung selbst äußerst kleiner Augendruckschwankungen bei gleichzeitiger Registrierung des Blutdruckes gestattet.

Bei allen Versuchen, auf deren Einzelheiten ich nicht eingehen kann, ließen auch diese empfindlichsten Methoden im lebenden bzw. überlebenden Affenauge und im Hundeauge selbst bei starker Kontraktion der Binnenmuskulatur nicht die kleinste Zunahme des Augendruckes erkennen.

Durch öfter wiederholte Versuche wurde festgestellt, daß das durch Lichtwechsel ausgelöste Pupillenspiel ohne Einfluß auf die Höhe des Augendruckes ist.

Dem Umstande, daß nachweisbare akkommodative Drucksteigerung im Hundeauge fehlt, konnte eine Beweiskraft nicht zukommen, solange der Einwand möglich war, daß das Fehlen desselben in so schwach akkommodierenden Augen nicht auf ein Fehlen in Augen mit viel größerer Akkommodationsbreite zu schließen gestatte. Dieser Einwand ist aber nicht mehr stichhaltig, seitdem wir akkommodative Drucksteigerung auch für das Nachtvogelauge nachgewiesen haben, dessen Akkommodationsbreite nach unseren Untersuchungen kaum nennenswert größer ist, als die von jungen Hunden. Die Akkommodationsbreite des keine Drucksteigerung zeigenden Affenauges ist ungefähr dreimal größer, als die der fraglichen Nachtvögel.

Bei den bisher untersuchten Säugern fehlt also jede nachweisliche akkommodative Drucksteigerung, ähnlich wie bei Fischen und Amphibien mit ihrem ganz anderen Akkommodationsmechanismus.

Die oben (p. 832) geschilderte Verkleinerung der Oberfläche der Augenhüllen und das Vortreten der Linse bei Kontraktion des Ciliarmuskels im Cephalopodenauge wiesen schon darauf hin, daß hier eine akkommodative Erhöhung des Druckes im Glaskörperraume eintreten muß. Da aber eine solche auch hier von Heine (1907) nachdrücklich in Abrede gestellt worden und da die Frage für das Verständnis des Akkommodationsmechanismus von entscheidender Bedeutung ist, nahm ich wiederum größere Versuchsreihen mit dem Heringschen

Mikromanometer vor: Regelmäßig trat bei elektrischer Reizung des Ciliarmuskels deutliche Drucksteigerung auf, die ceteris paribus um so beträchtlicher war, je stärkere Ströme zur Reizung benutzt wurden. Um eben merkliche Drucksteigerung herbeizuführen, genügten schon sehr schwache Ströme. Ferner gelang es mir auch bei der durch Nikotin hervorgerufenen Ciliarmuskelkontraktion beträchtliche Steigerung des Augendruckes nachzuweisen.

Während also bei den von mir untersuchten Wirbeltieren eine akkommodative Drucksteigerung entweder überhaupt nicht nachweisbar, oder, wenn vorhanden (Sauropsiden), für das Zustandekommen der akkommodativen Aenderungen ohne Belang war, ist hier, bei den Cephalopoden, die bei Kontraktion auftretende Drucksteigerung der wesentliche Faktor für das Zustandekommen der akkommodativen Refraktionserhöhung, denn nur durch sie wird die erforderliche Formänderung des Auges herbeigeführt.

Zusammenfassung.

Die charakteristischen Eigentümlichkeiten des Akkommodationsmechanismus bei den verschiedenen Tierklassen lassen sich kurz in folgenden Sätzen zusammenfassen:

Bei den meisten Fischen erfolgt negative Akkommodation für die Ferne dadurch, daß die in ihrer Form unveränderte Linse durch Kontraktion des Retractor lentis der Netzhaut genähert wird. Der Augendruck ändert sich dabei nicht. Teleosteer, die vorwiegend in Luft sehen (Periophthalmus), zeigen positive Akkommodation für die Nähe durch Entfernen der Linse von der Netzhaut.

Bei den Amphibien erfolgt positive Akkommodation für die Nähe dadurch, daß die in ihrer Form unveränderte Linse durch Kontraktion eines bzw. zweier Muskeln (ersteres bei den Urodelen, letzteres bei den Anuren) von der Netzhaut entfernt wird. Auch hierbei wird der Augendruck nicht geändert.

Bei den Sauropsiden erfolgt aktive Naheeinstellung dadurch, daß die Linsenvorderfläche in der Umgebung des vorderen Poles stärker gewölbt wird; diese Wölbungsvermehrung kommt im wesentlichen durch Druck der Binnenmuskeln auf die peripheren Teile der Linsenvorderfläche zustande. Der Augendruck nimmt dabei zu, doch ist das Zustandekommen der Akkommodation von dieser Druckänderung im wesentlichen unabhängig.

Bei den Säugern erfolgt aktive Naheeinstellung dadurch, daß die Linsenvorderfläche stärker gewölbt wird; die Wölbungsvermehrung erfolgt hier durch akkommodative Entspannung der im Ruhezustande gespannten Zonulafasern; der Augendruck wird dabei nicht geändert.

Bei den Cephalopoden erfolgt aktive Naheeinstellung dadurch, daß die in ihrer Form unveränderte Linse durch die akkommodative Zunahme des intraokularen Druckes bei sehr weichen Augenhüllen von der Netzhaut entfernt wird. Das Zustandekommen der akkommodativen Einstellungsänderung ist hier von der Druckerhöhung abhängig.

Literatur

zu Akkommodation.

(Vgl. auch Literatur zum zweiten Teile.)

1828 **Treviranus**, *Beitr. z. Anat. u. Physiol. d. Sinneswerkzeuge des Menschen und der Tiere, H. 1.*

1846 **Brücke**, *Ueber den Musculus Cramptonianus und den Spannmuskel der Chorioidea. Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol.*

1850 **Langer**, *Ueber einen Binnenmuskel des Cephalopodenauges. Sitz.-ber. d. K. Akad. d. Wiss., math.-naturwiss. Kl., 1. Abt.*

1852 **Leydig**, *Beitr. z. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. d. Rochen u. Haie. Leipzig.*

1853 **Cramer**, *Het accommodatievermogen der oogen physiologisch toegelicht. Haarlem.*

1857 **Manz**, *Ueber den wahrscheinlichen Akkommodationsapparat des Fischauges, in: Ecker, Untersuchungen zur Ichthyologie, Freiburg i. B.*

1858 — *Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Akkommodation des Fischauges. Inaug.-Diss. Freiburg i. B.*

1868 **Hensen** *und* **Völckers**, *Experimentaluntersuchung über den Mechanismus der Akkommodation. Kiel.*

1872 **Müller, H.**, *Ges. u. hinterl. Schriften z. Anat. u. Phys. d. Auges. Leipzig.*

1876 **Leuckart**, *Organologie des Auges, in: Gräfe-Sämisch, Handb. d. ges. Augenheilk., Bd. 2, Teil 2.*

1879 **Lieberkühn**, *Beitr. z. Anat. d. embryonalen Auges. Arch. Anat. u. Entw.-Gesch.*

1882 **Exner**, *Ueber die Funktion des Musculus Cramptonianus. Sitz.-ber. d. Wien. Akad. d. Wissensch., Bd. 85, p. 3.*

— **Virchow, H.**, *Beitr. z. vergl. Anat. des Auges. Berlin.*

1891 **Ziem**, *Das Schwellgewebe des Auges. Virchows Arch., Bd. 126.*

1892 **Beer, Th.**, *Studien über die Akkommodation des Vogelauges. Pflügers Arch., Bd. 53.*

1894 — *Die Akkommodation des Fischauges. Ebenda, Bd. 58.*

1896 **Hess, C.**, *Arbeiten aus dem Gebiete der Akkommodationslehre. Arch. f. Ophth., Bd. 42.*

— **Schleich**, *Das Sehvermögen der höheren Tiere. Antrittsrede. Tübingen.*

1897 **Beer, Th.**, *Die Akkommodation des Cephalopodenauges. Pflügers Arch., Bd. 67.*

1898 **Beer, Th.**, *Die Akkommodation des Auges bei den Reptilien. Pflügers Arch., Bd. 69.*

— **Heine, L.**, *Physiologisch-anatomische Untersuchungen zur Akkommodation des Vogelauges. Gräfes Arch., Bd. 45.*

— **Hess** *und* **Heine**, *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der Akkommodation auf den intraokularen Druck. Arch. f. Ophth., Bd. 46, p. 2.*

— **Priestley Smith**, *On accommodation in the rabbit Ophth. Rev.*

1900 **Beer, Th.**, *Die Akkommodation des Auges bei den Amphibien. Pflügers Arch. Bd. 73.*

— **Rabl**, *Ueber den Bau und die Entwicklung der Linse. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 67.*

1901 **Nussbaum**, *Die Pars ciliaris des Vogelauges. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 57.*

— **Parreidt**, *Beitr. z. Anat. d. Auges bei Eudyptes chrysocome und zur Entwickelung d. Pecten im Vogelauge. In.-Diss. Leipzig.*

1902 **Magnus, R.**, *Die Pupillarreaktion der Octopoden. Pflügers Arch., Bd. 92.*

1905 **Franz**, *Zur Anatomie, Histologie und funktionellen Gestaltung des Selachierauges. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 40.*

1906 **Fischer, F.**, *Ueber Fixierung der Linsenform mittels der Gefriermethode. Arch. f. Augenheilk., Bd. 56, p. 342.*

— **Franz**, *Beobachtungen am lebenden Selachierauge. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 4.*

— **v. Pflugk**, *Die Akkommodation des Auges der Taube nebst Bemerkungen über die Akkommodation der Affen und des Menschen, Wiesbaden (Bergmann).*

— **Tretjakoff**, *Die vordere Augenhälfte des Frosches. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 80.*

1907 **Fischer, F.**, *Zur Gefriermethode bei Untersuchung der akkommodierten Taubenlinse. Arch. f. Augenheilk., Bd. 57, p. 62.*

— **Franz**, *Bau des Eulenauges und Theorie des Teleskopauges. Biol. Ctbl., Bd. 26.*

— **Heine**, *Ueber die Verhältnisse der Refraktion, Akkommodation und des Augenbinnendruckes in der Tierreihe. Mediz.-naturwiss. Arch., Bd. 1, H. 2.*

— **Heine**, *Ueber die Akkommodation der Cephalopoden nebst Bemerkungen über die Akkommodation der Schlangen und das Verhalten des intraokularen Druckes bei der Akkommodation. Ctbl. f. Physiol., Bd. 21, p. 501.*

1908 **Franz**, *Das Pecten, der Fächer im Auge der Vögel. Biol. Ctbl., Bd. 28.*
— **Heine**, *Ueber das Sehen der Wirbeltiere und Kopffüßer. Physiol. Verein Kiel. Münch. med. Wochenschr., p. 938.*
— — *Akkommodation der Schildkröte. Ctbl. f. Physiol., Bd. 22.*
— **Hess**, *Zur vergleichenden Physiologie und Morphologie des Akkommodationsvorganges. Vortrag i. d. Phys.-med. Ges. Würzburg.*
— **Link, E.**, *Ueber die Stirnaugen einiger Lepidopteren und Neuropteren. Zool. Anz., Bd. 33, No. 13.*
— **v. Pflugk**, *L'accommodation des tortues. Bull. et Mém. Soc. franç. d'Ophthal.*
— **Wessely**, *Experimentelle Untersuchungen über den Augendruck etc. Arch. f. Augenheilkunde, Bd. 60.*
1909 **Abelsdorff** *und* **Wessely**, *Vergleichend-physiologische Untersuchungen über den Flüssigkeitswechsel des Auges in der Wirbeltierreihe. Arch. f. Augenheilk., Bd. 64, Ergänzungsheft, p. 65.*
— **Franz, V.**, *Das Vogelauge. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 28, p. 73.*
— **Hess, C.**, *Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie und Morphologie des Akkommodationsvorganges. Nach gemeinsam mit Dr. F. Fischer angestellten Beobachtungen. Arch. f. Augenheilk., Bd. 62, H. 4.*
— — *Die Akkommodation der Cephalopoden. Arch. f. Augenheilk., Bd. 64, Ergänzungsheft.*
— — *Vergleichende Untersuchungen über den Einfluß der Akkommodation auf den Augendruck in der Wirbeltierreihe. Arch. f. Augenheilk., Bd. 63, H. 1.*
— **Johnson, Lindsay**, *Ein Versuch zur Klassifizierung der Säugetiere etc. nach der ophth. Ersch. d. Augenhintergr. etc. Sitz.-ber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin.*
— **v. Pflugk**, *Noch einmal die Akkommodation der Schildkröte. Klin. Monatsblätter f. Augenheilk., Jahrg. 47, März.*
1910 **Abelsdorff, G.**, *Ueber das Verhalten des Pecten bei der Akkommodation des Vogelauges. Arch. f. vergl. Ophthalmologie, Bd. 1, H. 3.*
— **Hess, C.**, *Beiträge zur Kenntnis akkommodativer Aenderungen im Menschenauge. Arch. f. Augenheilk., Bd. 65.*
— — *Die Akkommodation bei Tauchervögeln. Arch. f. vergl. Ophthalmologie, Bd. 1, H. 2.*
— **v. Pflugk**, *Die Akkommodation der Cephalopoden und Fische. Sitzgber. d. ophth. Ges. Heidelberg, p. 54.*
— **Wychgram**, *Die Akkommodation des Schildkrötenauges. Klin. Monatsblätter f. Augenheilk., Bd. 48, p. 604.*
1911 **Blochmann** und **v. Husen**, *Ist der Pecten des Vogelauges ein Sinnesorgan? Biolog. Ctbl., Bd. 31, No. 5.*
— **Fischer, F.**, *Zur Akkommodation des Schildkrötenauges. Arch. f. Augenheilk. Bd. 69.*
— **Franz, V.**, *Studien zur vergleichenden Anatomie der Augen der Säugetiere. Arch. f. vergl. Ophth., Jahrg. II, H. 2 u. 3.*
— **Hess, C.**, *Beiträge zur vergleichenden Akkommodationslehre. Zool. Jahrb., Bd. 30, H. 3.*
— **v. Sicherer**, *Unters. über d. Refr. d. Augen d. Süßwasserfische. Arch. f. vergl. Ophth., Bd. 1, H. 4.*
1912 **Hess, C.**, *Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie und Morphologie des Ciliarringes. Festschrift f. H. Spengel. Zool. Jahrb., Suppl. 15.*

Gehörssinn und statischer Sinn.

Von **E. Mangold**, Freiburg i. Br.

A. Gehörssinn und statischer Sinn bei Wirbellosen.

I. Die angeblich statischen Sinnesorgane der Medusen und Ctenophoren.

Unter den Cölenteraten sind bei den Spongien wie auch bei den benthonisch und meist festsitzend lebenden Formen der Cnidarien, den Hydroidpolypen, Scyphopolypen und Anthozoen, Sinnesorgane, denen eine akustische oder statische Funktion zugeschrieben werden könnte, nicht bekannt. Wohl aber finden sich solche bei den frei schwimmenden Medusen und Ctenophoren. Ueber die spezifische Bedeutung der in Rede stehenden Sinnesorgane für die Erhaltung des Gleichgewichtes bezw. der normalen Orientierung im Raume liegen nun freilich für die

1. Medusen

als experimentelle Untersuchung allein die Versuche von MURBACH (299, 300) vor, und zwar mit völlig negativem Ergebnis, so daß für diese Tiere die Statocystenhypothese wohl wird aufgegeben werden müssen. Bedauerlicherweise wurden trotz des so überaus häufigen Vorkommens der Medusen in allen Meeren bisher sonst noch keinerlei eigens auf ihre statischen Sinnesorgane gerichteten physiologischen Untersuchungen angestellt, obwohl deren feinerer Bau seit jener klassischen Arbeit der Brüder HERTWIG (184) über das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen allgemeines Interesse fand. Die HERTWIGschen Ausführungen sind es auch im wesentlichen, denen wir hier zunächst das Folgende entnehmen.

Die sogenannten Randkörper[1]) wurden zuerst von O. F. MÜLLER bei den acraspeden Medusen (Scyphomedusen) gefunden, jedoch von ihm und anderen Forschern verkannt, bis sie zuerst EHRENBERG als nervöse und sensorielle Apparate in Anspruch nahm. Als dann von SARS, KÖLLIKER und WILL am Schirmrande vieler craspe-

---

1) Siehe über diese wie über das Nervensystem der Medusen im allgemeinen dieses Handbuch Bd. 4, 1, BAGLIONI, p. 56.

doter Medusen (Hydromedusen) Bläschen entdeckt wurden, die sich ebenfalls mit Kalkkristallen erfüllt erwiesen, wies Kölliker (213) auf die Aehnlichkeit mit den von Siebold kurz vorher entdeckten vermeintlichen Hörbläschen der Mollusken hin, und fortan wurden diese Sinnesorgane der Medusen als Gehörorgane in der Literatur weitergeführt. Wir wollen sie als Statocysten oder, da ihre statische Sinnesfunktion noch nicht experimentell erwiesen ist, als Lithocysten bezeichnen.

Eine sichere Begründung erhielt die Deutung als Sinnesorgan durch Haeckels Entdeckung eines besonderen Sinnesnerven an den Randbläschen von *Carmarina.* Haeckel suchte auch zwischen den damals widerstreitenden Ansichten zu vermitteln, nach welchen die Randbläschen bald Augen, bald Gehörorgane sein sollten, indem er sie als gemischte Sinnesorgane bezeichnete.

Diese Sinneskörper finden sich auf einzelne Abteilungen der Medusen beschränkt, sie sind stets in vielfacher Anzahl bei dem größten Teile der Vesiculaten unter den Leptomedusen, bei allen Trachymedusen und bei allen Acraspeden entwickelt, fehlen dagegen allen Ocellaten (Hertwig, 184). Von besonderem Interesse ist es, daß diese Organe in ihren primitivsten Anfängen wie auch in höherer Ausbildung hier sehr verschiedengestaltig auftreten. Bei den Vesiculaten entstehen sie aus Sinneszellen des allgemeinen Sinnesepithels, die mit einer Ektodermzelle, in der sich ein Konkrement entwickelt hat, in Verbindung treten. Bei den Trachymedusen wie bei *Nausithoë* (Acraspeden) dagegen entstehen sie aus modifizierten Tentakeln, die sich an ihrer Basis einschnüren und in ihrem Ende Konkremente ausscheiden. Während hier also die entodermale Tentakelachse die Statolithen erzeugt und nur der Ueberzug der Sinneszellen ektodermaler Herkunft ist, sind bei den velaren Organen der Vesiculaten beide Bestandteile ektodermale Bildungen.

Beide auf morphologisch ganz verschiedener Grundlage entstehenden Typen beginnen als offene Organe und vervollkommnen sich zu geschlossenen Bläschen (Hertwig, 184, 186), wie die beigegebenen Abbildungen nach Hertwig erkennen lassen. Die tentacularen Sinneskörper der Trachymedusen ragen bei den Aeginiden (Fig. 1, 1 u. 3) frei ins Wasser; bei den Trachynemiden (Fig. 1, 2) werden sie von Epithel umwachsen; bei den Geryoniden (Fig. 1, 4) werden die so entstandenen Bläschen vollkommen geschlossen und sogar in die Schirmgallerte verlagert. In ähnlicher Weise sind die velaren Lithocysten der Leptomedusen bei manchen Arten noch kleine weitmündige Gruben auf der subumbrellaren Seite des Velum, so bei *Mitrocoma* (Fig. 1, 6), bei allen übrigen jedoch geschlossene Bläschen (Fig. 1, 5) (Hertwig).

Die Acraspeden (Fig. 1, 7) besitzen morphologisch denjenigen der Trachymedusen verwandte Sinneskörper, die jedoch als Ganzes nicht beweglich befestigt sind, wie auch der otolithenhaltige Teil derselben nur bei *Nausithoë* zu einem beweglichen Kölbchen abgegliedert ist.

Als wesentliche Bestandteile der Sinneskörper der Medusen sind die mit steifen Haaren ausgestatteten Sinneszellen anzusehen und ferner die Steinchen, die bei den Vesiculaten in blasig aufgetriebenen Epithelzellen, bei den Trachymedusen in Entodermzellen eingebettet liegen und durch Bewegungen des umgebenden Mediums sehr leicht in Mit-

bewegung versetzt werden könnten. Die Sinneshaare umgreifen bald, in einer Reihe angeordnet, von einer Seite die Wand der Konkrementblase, oder umgehen, parallel verlaufend, die leicht beweglichen Sinneskölbchen; bei manchen Formen sind endlich die Sinneszellen nicht an der Bläschenwand, sondern am Kölbchen selbst angebracht, so daß ihre steifen Haare die Wandung und nicht das Konkrement berühren.

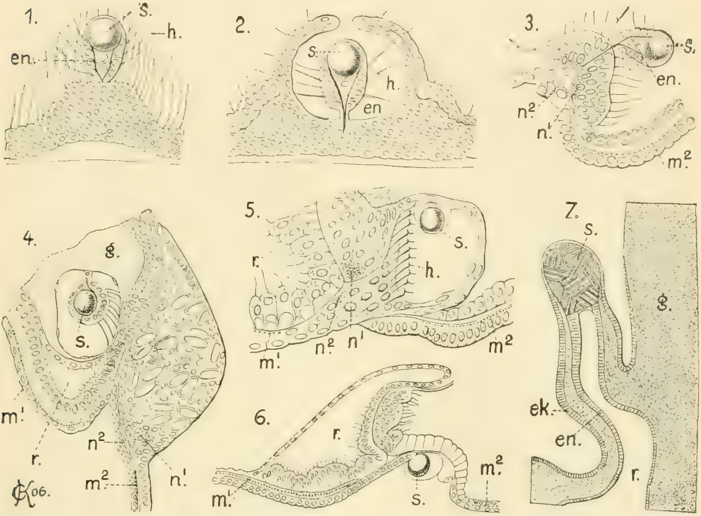


Fig. 1. Lithocysten der Medusen. *s* „Statolith“, *en* Entoderm, *ek* Ektoderm, *h* Sinneshaare, m^1 umbrellare, m^2 velare Ringmuskulatur, n^1 oberer, n^2 unterer Nervenring, *r* Ringkanal, *g* Gallerte.

1—4 Trachymedusen, *5* und *6* Leptomedusen, *7* Acraspede, *1* und *3* Aeginopsis, *2* Rhopalonema, *4* Geryonia, *5* Aequorea, *6* Mitrocoma Annae, *7* Aurelia. Nach Hertwig.

Ueberblicken wir noch einmal die im vorangehenden beschriebenen Formen der in Rede stehenden Sinnesorgane der Medusen, so haben wir demnach entweder mit haartragenden Sinneszellen ausgekleidete Grübchen oder ebenfalls mit Konkretionen versehene Sinneskölbchen oder endlich geschlossene Lithocysten.

Wie die Brüder Hertwig (184), so spricht auch Haeckel in seiner Monographie der Medusen gemäß der älteren Auffassung als Gehörorgane von Hörgrübchen, Hörbläschen, Hörsteinchen (Otolithen), Hörhaaren, Hörkölbchen oder akustischen Tentakeln (Cordylen), Hörspangen (Otoporpen). Haeckel unterscheidet ferner zwischen borstentragenden Tastzellen (Palpocellae) und borstentragenden Hörzellen (Otocellae) und hält es für möglich, daß die ersteren, besonders bei den der Otolithen entbehrenden Formen der Medusen akustische Funktionen niederer Stufe ausüben und nicht nur Druckschwankungen, sondern auch Schallschwingungen empfinden (165, II, p. 164).

Jetzt wird die statische Funktion im allgemeinen vermutungsweise immer häufiger angenommen (Hertwig, 186; Bethe, 48, 49). Bereits Bonnier (64) spricht bezüglich der Randkörper der Medusen von peripherischen Organen des Raumsinnes, die zur objektiven und subjektiven Orientierung dienen und als Gleichgewichtsorgane die Gleichgewichtsreflexe regulieren.

Auch Berger (40) nimmt für die Konkretionen der Randkörper eine statische Funktion an.

Auf andersartige Funktionen der Randkörper hier einzugehen, wie sie sich aus den Arbeiten von Romanes, Bethe, Uexküll, Yerkes u. a. ergeben, würde hier nicht am Platze sein, zumal es bereits an anderer Stelle in diesem Handbuche geschehen ist (Baglioni, 24).

Nur die Untersuchungen von Romanes (355, 356, 357) seien hier hervorgehoben, die sich eingehender mit den Lithocysten der Medusen beschäftigen. Bei *Aurelia aurita* gelang es diesem Forscher, mittels einer feinen Schere allein das den zentralen Teil der Lithocyste einnehmende Kristallsäckchen (Otolithenkörper) zu entfernen, und auf Grund dieser wie anderer Versuche an craspedoten und acraspeden Medusen, bei welchen einige oder alle 8 Randkörper herausgeschnitten wurden, kommt Romanes zu der bereits an anderer Stelle in diesem Handbuche (Baglioni, 24, p. 61) besprochenen Auffassung der Lithocysten als der alleinigen Bewegungszentren. Das Herausschneiden der 8 Randkörper bewirkte wie das des ganzen Randes hochgradige Lähmungen, doch wurden nach diesen Operationen bemerkenswerterweise manchmal nach einiger Zeit auch wieder rhythmische Kontraktionen beobachtet, die mehr oder minder den normalen glichen.

In schwer vereinbarem Gegensatze zu der im vorhergehenden ausführlich besprochenen, auf rein morphologische Momente und Analogieen gestützten Auffassung als statische Sinnesorgane stehen nun aber die bemerkenswerten physiologischen Versuche, die Murbach (299, 300) in Woods Hole an der Hydromeduse *Gonionemus Murbachii* ausführte. Zum Verständnis dieser Untersuchungen müssen wir kurz auf die merkwürdigen Lebensgewohnheiten und Bewegungen dieser Meduse eingehen, wie sie zuerst von Yerkes (429, 430) und Perkins (318) (siehe auch Jennings, Das Verhalten etc., 199) beschrieben wurden. *Gonionemus* sitzt zuweilen mittels gewisser Haftwülste seiner Tentakel an Pflanzen oder anderen Flächen fest und schwimmt nach Aufgabe dieser Anheftung, mit der konvexen Fläche der Glocke nach oben und mit eingezogenen Tentakeln, aufwärts nach der Wasseroberfläche hin. Wenn das Tier diese erreicht hat, so dreht es sich um und senkt sich mit erschlaffter und umgekehrter Glocke abwärts, wobei die Tentakel horizontal weit ausgestreckt sind, so daß das Tier auf diese Weise seine Nahrung fängt. Wenn es den Grund erreicht hat, so schwimmt es wieder nach oben und kann dieses Manöver des „Fischens“, wie es Perkins treffend nennt, den ganzen Tag fortsetzen.

Murbach gelang es nun, festzustellen, daß die vermeintlichen Statocysten, die bei *Gonionemus* einen klöppelartigen, das Statolithenkonkrement enthaltenden Sinneskörper umschließen, mit den beschriebenen charakteristisch orientierten Bewegungen nichts zu tun haben.

Zunächst ergaben einige Versuche, daß das Anstechen sämtlicher Sinnesbläschen die Fähigkeit, noch einige Male auf- und abwärts zu schwimmen, nicht aufzuheben vermag. Da sich eine operative Entfernung der Bläschen ohne schwere Verletzung wichtiger benachbarter Organe (Nerven) als undurchführbar erwies, so führte MURBACH die Beseitigung derselben in folgender, zwar umständlicheren, aber sicher zum Ziele führenden Weise durch, indem er das leichte Regenerationsvermögen der Medusen in kluger Weise ausnutzte. Die Methode bestand darin, erst einen Teil des die Sinneskörper tragenden Randes und nach erfolgter Verheilung den Rest desselben abzutragen. Auch die Wiederanheilung des rings herum abgetrennten Velums gelang bei mehrzeitigem Operationsverfahren. Bei einer in dieser Weise ihrer Statocysten beraubten Meduse konnte nun MURBACH noch die normalen Auf- und Abwärtsbewegungen spontan wie auch auf Reizung hin eintreten sehen, und nachdem sich auf einer Seite wieder drei kleine Statocysten gebildet hatten, wurden die Schwimmbewegungen keineswegs durch eine Gleichgewichtsstörung unregelmäßig, sie blieben vielmehr wie im statocystenlosen Zustande völlig normal.

Einen außerordentlich störenden Einfluß auf die Orientierung der Schwimmbewegungen zeigten dagegen Verletzungen oder teilweise Entfernung des Velums, das auch schon nach YERKES und AYER (430) die Bewegungen dirigieren soll. Da das Velum keinerlei besondere Sinnesorgane aufweist, so kommt MURBACH zu dem Schlusse, daß offenbar das Muskelgefühl, besonders des Velums, den statischen Sinn bei *Gonionemus* und den Hydromedusen repräsentiert.

Bezüglich der vermeintlichen Statocysten ergab sich aus der beiläufigen Beobachtung, daß nach ihrer Entfernung (und der gleichzeitigen Entfernung anderer Teile) einseitige Kontraktionen auftraten, vermutungsweise ein gewisser Einfluß auf den Tonus der Muskulatur. Von einer statischen Sinnesfunktion der Randkörper scheint jedenfalls nach diesen einzigen an Medusen daraufhin angestellten Untersuchungen an *Gonionemus* keine Rede zu sein, und es wird wahrscheinlich, daß die mit solchen Bläschen ausgestatteten Medusen ihre Orientierung im Raume in der gleichen, uns freilich im einzelnen nicht bekannten Weise, wie die dieser Organe entbehrenden ocellaten Hydromedusen aufrecht erhalten.

2. Siphonophoren.

Bei den Siphonophoren soll nach ILYIN (201) die Luftflasche (Pneumatophor) dem „Otolithenapparate" der übrigen Wirbellosen entsprechen und ein zur Orientierung im Raume dienendes Organ darstellen. Die Uebereinstimmung dürfte indessen dadurch eine tiefgreifende Einschränkung erhalten, daß die Statolithenapparate indirekt vermöge ihrer Eigenschaft als Sinnesorgane durch Vermittlung des Nervensystems die Bewegungen der Tiere regulieren, während die hydrostatische Wirkung der Luftkammer einer ganzen Siphonophorenkolonie wohl ausschließlich auf rein mechanischem, direktem Wege erfolgt. Es ist daher hier auch nicht der Ort, auf ILYINS Versuche einzugehen, so wenig als auf die interessanten Ausführungen

Bethes (49) über die rein mechanische Erhaltung des Körpergleichgewichtes der Medusen und anderer schwimmender Tiere. Es sei hier nur noch erwähnt, daß Bethe auf Grund seiner Untersuchungen an *Aegineta flavescens* zu der Ueberzeugung kommt, daß bei dieser Meduse ein spezifisches Gleichgewichtsorgan vorhanden ist, welches die zur passiven Drehung notwendigen Aenderungen der Tentakelhaltung auslöst, und daß sich der ganze Reaktionsmechanismus auf den von eben diesem Rezeptionsorgane zugeleiteten Reiz mit dem Wechsel des spezifischen Gewichtes ändern muß (49, p. 89).

3. Ctenophoren.

Die genauere Kenntnis der Sinnesorgane der Rippenquallen verdanken wir in erster Linie den ausgedehnten Forschungen von Chun (81) und R. Hertwig (185) wie den experimentellen Untersuchungen Verworns, welche dieser in einer bedeutungsvollen Arbeit (412) niedergelegt hat, die, anschließend an die grundlegenden Ausführungen von Yves Delage (104, 105) und Engelmann (119, 120), zum ersten Male mit Nachdruck die Funktionen der bis dahin so genannten Otolithen und Otocysten als Statolithen und Statocysten betont.

Der zarte Körper der pelagischen Ctenophoren zeigt an seinem aboralen Pole die von Milne-Edwards bei *Lesueuria vitrea* entdeckte Lithocyste, eine flache, mit hohem Sinnesepithel ausgekleidete Grube, die durch starre Haare vom Rande her zu einem Bläschen unvollkommen abgeschlossen wird. Ein im Innenraume liegender kugeliger Haufen kleiner Konkremente, der auf vier S-förmig gekrümmten Wimperbüscheln federnd nach allen Seiten frei beweglich pendelt, verleiht diesem Teile des Sinneskörpers die Bedeutung als Lithocyste (s. Fig. 2). Mit diesem Sinneskörper stehen die erst in einiger Entfernung vom aboralen Pole beginnenden Reihen der Ruderplättchen auf den Meridianstreifen durch Flimmerrinnen in Verbindung.

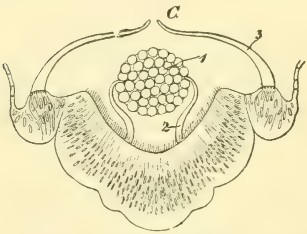


Fig. 2. Statolithenapparat von *Callianira*. Nach Hertwig aus Hesse.

Die Statolithen werden in den Zellen des Sinneskörpers selbst erzeugt (Kowalewsky, Chun, 81), zunächst als krümelige, stark lichtbrechende Körnchen, von denen manche miteinander verschmelzen, während andere schließlich als glänzende kugelige Körper ausgestoßen werden. Die von einer dünnen Eiweißhülle umgebenen Körner werden durch die Wimperung hin und her bewegt, bis sie an den gekrümmten Enden der vier großen Cilien kleben bleiben. Die Steinchenhaufen bestehen aus phosphorsaurem Kalk (Chun) und lösen sich nach Hertwig (185) leicht in Säuren, wobei sie als organisches Stroma ein Netz von gleichmäßig großen Maschen hinterlassen (Fol, Hertwig).

Nach mancherlei Wandlungen der Auffassung des Sinneskörpers (auch als Hörorgan, Will u. a.) wurde Chun durch seine Neapler Untersuchungen, wobei der ganze Sinneskörper abgeschnitten wurde, dazu geführt, darin ein Organ zur Regulierung der Schwimmplättchenbewegung, „ein Zentralnervensystem“, zu sehen, eine

Auffassung, die an ROMANES' Deutung der Lithocysten bei den Medusen als alleinige Zentren für die rhythmischen Bewegungen erinnert. In der Meinung, es handle sich hier um ein Zentralnervensystem in Gestalt eines Gehörorganes, weist CHUN schon auf die später häufiger betonte Uebereinstimmung dieser Funktion mit dem Einfluß der Bogengänge auf die Bewegungen der Wirbeltiere hin. Bezüglich der Frage, ob die Ctenophoren Töne zu unterscheiden vermöchten, stellt sich CHUN (wie später auch VERWORN) bereits auf den völlig ablehnenden Standpunkt der neueren Auffassung, obwohl er beim Uebertragen eines Schalles ins Wasser bei ruhig schwebenden Euchariden ein reflektorisches Zusammenschlagen der Lappen beobachten konnte, eine Reaktion, die er jedoch mehr auf die Erschütterung als Ursache zurückzuführen geneigt ist. Von vornherein hält es CHUN in Anbetracht des Spieles der Federn und der Art, wie die Organe die Bewegung der Schwimmplättchen regulieren, für unwahrscheinlich, daß während dieser Aktion Töne oder Geräusche perzipiert werden könnten.

Gegenüber der CHUNschen Anschauung, daß der Steinchenhaufen mit seinen Federn eine Art Zentrum bilde, hob R. HERTWIG hervor, daß die Ruderplättchen, wenn man den Sinneskörper herausschneidet, nach wie vor in regelmäßiger Weise weiterschwingen. Auch betont er bereits wieder nachdrücklicher die wahrscheinliche Funktion desselben als Sinnesorgan zur Perzeption von Bewegungen und erinnert an die physiologische Verwandtschaft des Sinneskörpers mit den sogenannten Hörbläschen (185, p. 433).

Die Statolithenhypothese.

Eingehendere Vorstellungen hierüber wurden dann zuerst von ENGELMANN (119) im Anschluß an DELAGES Versuche (104, 105) entwickelt; auf Grund eigener früherer Ideen sieht ENGELMANN die Aufgabe des Sinneskörpers der Ctenophoren in der Vermittlung der Erhaltung des Körpergleichgewichts und erblickt die Bedeutung des „Otolithen“ darin, daß er die Hauptachse des Körpers unter allen Umständen mittels der Schwimmplättchen in der normalen senkrechten Lage zu erhalten strebt. Bei vertikaler Lage des Tieres drücke er gleichstark auf alle 4 Federn, bei Neigung der Achse dagegen stärker, und zwar je nach dem Neigungswinkel, auf die betreffende Seite, während die andere entlastet werde. Diese Druckänderungen könnten durch Beeinflussung des Spieles der Wimperplättchen kompensatorische Körperbewegungen herbeiführen, so daß durch Reflexprozesse elementarster Art eine höchst vollkommene Selbstregulierung des Gleichgewichtes ermöglicht werde, bei der weder bewußte Empfindung noch Wille mitzuspielen brauchten.

Diese Auffassung von ENGELMANN schien einige Jahre später durch die VERWORNschen Untersuchungen (412) aufs glänzendste bestätigt und im einzelnen experimentell begründet. Nach vielen vergeblichen Beobachtungen gelang es VERWORN zunächst in Villafranca, an jungen *Beroës* zwei ganz bestimmte und einander entgegengesetzte Gleichgewichtslagen festzustellen, die offenbar nicht durch den Wechsel des spezifischen Gewichtes des Ctenophorenkörpers und seiner beiden Pole bedingt waren und darin zum Ausdruck kamen, daß die Tiere entweder aus jeder ihnen künstlich gegebenen Lage alsbald wieder mit dem Mundpol nach unten in eine vertikale Einstellung am Boden

des Gefäßes, oder zu anderer Zeit ebenso sicher mit dem Mundpol nach oben in eine senkrechte Lage an der Oberfläche des Wassers zurückkehrten. An größerem Materiale konnte Verworn danach in Neapel fast ausnahmslos an allen unverletzten Exemplaren von *Eucharis multicornis*, *Bolina hydatina*, *Cestus Veneris* und *Beroë ovata* die gleichen Erscheinungen beobachten und durch besondere Untersuchungen an *Beroë* nachweisen, daß die mit großer Gewandtheit und Sicherheit erfolgende Rückkehr in die ursprüngliche Gleichgewichtslage allein durch die Tätigkeit der Plättchen bedingt war, die je nach den Erfordernissen der Drehung auf der einen oder anderen Seite kräftiger schlugen oder vollkommen in Ruhe blieben.

In weiteren Versuchen konnte Verworn die Angaben von Eimer und Hertwig, daß die Plättchen auch unabhängig vom Sinneskörper die Fähigkeit spontaner Bewegung besitzen, bestätigen, und ebenso das von Chun aufgestellte Gesetz von der Regulierung des Plättchenschlages durch den Sinneskörper, wonach jeder Quadrant in seinem Plättchenschlag zwar unabhängig von jedem anderen ist, indessen die Plättchen der beiden von einer Cilienplatte entspringenden Rippen stets gleichzeitig und im gleichen Rhythmus schlagen, während nach Entfernung des Sinneskörpers eine dauernde Arhythmie eintritt. Aus den folgerichtig durchgeführten weiteren Versuchen schien sich danach die Bedeutung des „Otolithen" für die Regulierung des Plättchenschlages zu ergeben. Verworn entfernte zunächst bei *Eucharis* und *Bolina* den Otolithenkörper durch Absaugen mittels einer Glasröhre, was ohne größere Verletzungen gelang. Obwohl die Tiere mehrere Tage am Leben blieben, blieben die charakteristischen Gleichgewichtsstellungen völlig aus, und nie wieder schlugen die Plättchenreihen der beiden Rippen eines Quadranten im gleichen Rhythmus. Die Tiere machten daher nur unregelmäßige Drehungen und kreuzten in unregelmäßigen Schwimmbahnen durch das Wasser.

Besonders lehrreich gestalteten sich die Versuche an *Beroë ovata*. Hier erwies sich die alleinige Entfernung des Steinchens mittels Absaugens infolge der größeren Resistenz der Gewebe ohne weitere Verletzungen als unausführbar. Das aus diesem Grunde hier angewendete Ausbrennen des ganzen Sinnesorgans mit einem glühenden Drahte hob nun die Regulierung der Plättchenbewegung völlig auf, wie auch dadurch die Einstellung in jene Gleichgewichtslagen. Wurde ferner eine normale *Beroë* in zwei Hälften oder mehrere Teile zerlegt, so zeigte stets allein das den Sinnespol tragende Stück noch die Fähigkeit der normalen Einstellung. Durchschneidung der vier Rippen der einen Seite an ihrer oberen Ursprungsstelle, da, wo sie sich an die Flimmerrinne ansetzen, hatte infolge des Stillstehens der zugehörigen Plättchen eine Neigung, mit dem Sinnespole nach der Seite der unverletzten Rippe hinzudrehen, zur Folge. Die Zerstörung der unterhalb des Organes liegenden Gewebsteile endlich hatte keinerlei schädigende Wirkung auf die Gleichgewichtseinstellungen.

Für den Mechanismus dieser Gleichgewichtseinstellungen kommen nach Verwonn in erster Linie die Gesetze der Flimmerbewegung in Betracht, da von jeder Aufhängefeder des Statolithen bis zum letzten Schwimmplättchen jeder Reihe eine ununterbrochene Reihe von Flimmerelementen besteht. Die Federn aber werden durch den wechselnden Zug und Druck des Statolithen in wechselnde Erregung und aktive Bewegung versetzt, die sich in verstärkter oder abgeschwächter Tätig-

keit derselben äußert. Wenn der Statolith die Feder in die extreme Lage zieht, so daß sie keinen Schlag weiter ausführen kann, so müssen auch die zugehörigen Plättchenreihen in Ruhe sein, wie man sie auch durch künstliche Ruhestellung in der extremen Schwinglage hervorrufen kann.

Bei senkrechter Stellung drückt der Statolith gleichmäßig auf alle Federn, und es resultiert ein in allen acht Rippen gleichmäßiger Plättchenschlag. Bei horizontaler Lage dagegen zieht das Steinchen die jetzt nach oben gerichteten Federn in ihre extreme Schwinglage, so daß sie also keinen Schlag ausführen können, die unteren dagegen in ihre Ruhelage zurück, so daß allein die Rippen dieser abwärts gerichteten Seite in Tätigkeit sein können und das Tier sich wieder der senkrechten Stellung nähert. Nachdem es sich aber bis auf einen Winkel von 45—35 ⁰ der Senkrechten genähert hat, beginnen auch die oberen Federn wieder zu schlagen, und wenn dann wieder die Wirkung des Statolithen auf alle vier Federn die gleiche ist, so kann das Tier wieder geradlinig und senkrecht, mit dem Sinnespol nach unten, in die Höhe steigen.

Die Regulierung des Pättchenschlages geschieht also nach dieser Annahme durch die aktive Bewegung der Aufhängefedern des Statolithen, und diese wird in gesetzmäßiger Weise durch den mechanischen Reiz des Druckes und Zuges des Statolithen beeinflußt.

Die Rückkehr in die untere Gleichgewichtsstellung am Boden mit dem Sinnespol nach oben sollte nach Verworn auf einer gerade umgekehrten Wirkung des Statolithen auf die Federn beruhen, wie sie nur bei anderer Lage der Federn möglich erscheint. Doch entzogen sich leider die Formveränderungen und Stellungen der Federn unter dem Druck und Zug des Statolithen vollständig der Beobachtung. Auch Bauer (29) konnte bei ***Beroë Forskalii*** keine Aenderungen von Form und Lage der einzelnen Teile des Sinnespoles beim Uebergange von der einen zur anderen Gleichgewichtsregulierung beobachten, wie sie durch starke mechanische Reizung künstlich herbeigeführt werden kann, vielmehr gelang es ihm, an ***Beroë ovata*** und ***Forskalii*** nachzuweisen, daß die letzterwähnte Gleichgewichtsstellung mit nach oben gekehrtem Sinnespol keine eigentliche Ruhelage ist, sondern die in der Erregung eingenommene Körperhaltung, die das Tier durch den raschen Plättchenschlag im freien Meer zum Schutze vor Wellenschlag und Sonnenlicht senkrecht in die Tiefe führt, während bei der Stellung mit nach oben gekehrtem Mundpole der Plättchenschlag ruht. Die Erklärung für den doppelten Regulationsmechanismus fand Bauer in der von ihm entdeckten Tatsache, daß die Berührung eines Plättchens in einer Reihe normalerweise eine Hemmung, bei gesteigerter Erregbarkeit indessen eine Beschleunigung des Flimmerschlages hervorruft.

Nun besteht aber die reflektorische Hemmung und Erregung des Plättchenschlages, wie aus Bauers Versuchen hervorgeht, auch nach Abtragung des Sinnespoles noch unverändert fort. Wenn also nach diesen Versuchen die von Verworn zuerst beobachtete doppelte Art der senkrechten Gleichgewichtseinstellung der Beroiden dadurch zustande kommt, daß bei der Störung der Gleichgewichtslage die Flimmer-

plättchen der gereizten (oberen) Körperseite das eine Mal gehemmt, das andere Mal gereizt werden (je nach dem Erregbarkeitszustande des Tieres), so erscheint eine Beteiligung des Sinnespoles mit seinem Statolithen bei dem ganzen Vorgange der Gleichgewichtsregulierung äußerst zweifelhaft, und die theoretisch bereits gelöst scheinende Frage nach der Bedeutung der sogenannten Statocyste für die Ctenophoren erscheint aufs neue in das Gebiet der Hypothesen zurückgeworfen. Zwar räumt Bauer noch ein, daß auch der Reiz des Statolithen wohl das eine Mal Hemmung, das andere Mal Erregung des Plättchenschlages auf der gereizten Körperseite zur Folge haben kann, doch war ja leider gerade der Teil des Vorganges, der sich auf die Anregung oder Hemmung des Plättchenschlages durch aktive Bewegungen der Aufhängefedern wie auf die Beeinflussung derselben durch den Statolithen bezog, bisher rein hypothetisch erklärt und der Beobachtung und experimentellen Prüfung unzugänglich geblieben.

Allein diejenigen Versuche von Verworn, die mit der Entfernung nur des Otolithenkörpers und nicht des ganzen Sinnesorgans an *Eucharis* und *Bolina* ausgeführt wurden, sprechen für die statische Sinnesfunktion des Organes. Für den Ausfall der Versuche an *Beroë* ergibt sich durch die seit jener Zeit von seiten der Morphologen und Physiologen erfolgte Annahme eines diffusen Nervensystems (s. Bauer, 29) ein neuer Einwand, daß nämlich durch die Zerstörung des ganzen Sinneskörpers Verbindungen von hier zusammentreffenden Nervenbahnen durchtrennt wurden, die, ebenfalls am Sinnespol gelegen, bei der Koordination des Plättchenschlages eine wesentliche Rolle spielen. In den von Verworn angestellten Kontrollversuchen, wobei von innen her durch den Magen mit einer umgebogenen Nadel das unter dem Otolithenkörper gelegene Gewebe zerstört wurde, könnten gerade die in Betracht kommenden oberflächlichen Nervenverbindungen geschont worden sein. Bemerkenswerterweise blieben die Bewegungen jedoch auch bei einem Tiere normal, bei dem von außen her eine ausgedehnte Zerstörung des ganzen unter der Statocyste liegenden Gewebes vorgenommen worden war, während nach der darauffolgenden Zerstörung des Statolithen ein Verlust der Fähigkeit der aktiven Rückkehr in die Gleichgewichtslagen eintrat, der sich 2 Tage später wieder ausgeglichen hatte, während zur gleichen Zeit auch schon wieder ein winziger neugebildeter Statolith zu erkennen war.

Jedenfalls muß hier nach dem Ausfalle der neueren Untersuchung das Fehlen einer eingehenderen experimentellen Begründung dafür hervorgehoben werden, daß die Lithocyste der Ctenophoren ein spezifisches Sinnesorgan für die Perzeption von Schwerkraftreizen ist, und dafür, daß wirklich der Statolithenkörper es ist, der bei den Lageveränderungen des Tieres durch seine Schwere unter Vermittlung der Aufhängefedern auf Sinneszellen die adäquaten Reize ausübt, die zur Korrektion der Lage vermöge geeigneter Hemmung oder Erregung des Plättchenschlages führen.

Es muß hier noch erwähnt werden, daß Bethe (48) sich bei *Callianira*, die er als besonders geeignetes Versuchstier bezeichnet, überzeugt zu haben glaubt, daß nach Entfernung des Statolithen die vollkommene Aufhebung der Plättchenkoordination fehlt, trotzdem

aber das Gleichgewicht stark geschädigt ist. Als vorsichtige Methode empfiehlt BETHE, das Tier in ein trichterförmiges Glasrohr schlüpfen zu lassen und dann den Statolithen unter der WESTIENschen Lupe mit einer feinen EWALDschen Scherenpinzette fortzunehmen.

II. Statischer und Gehörssinn bei Würmern.

1. Sogenannte Otocysten oder Statocysten bei Plathelminthen.

Bei verschiedenen Ordnungen der Plathelminthen werden von den Zoologen Statocysten beschrieben, die durch ihre merkwürdige Lage teils in unmittelbarer Nähe des zentralen Nervensystems, teils sogar inmitten von Ganglienzellhaufen, physiologisch ein besonderes Interesse beanspruchen dürften, um so vorsichtiger aber wohl in ihrer Funktion beurteilt werden müssen.

Nach GRAFF (158) findet sich bei den Turbellarien eine unpaare Statocyste bei den Gattungen *Catenula* und *Mecynostomum* der Rhabdocölen, und ferner bei den Monocelididen und Automoliden sowie bei *Acmostomum crenulatum* SCHMARDA, ein Paar Statocysten dagegen bei *Proteola hyalina* CZERN. und *Diotis grisea* SCHMARDA. Bei *Catenula lemnae* ist nur ein runder und, wie es scheint, konzentrisch geschichteter Statolith vorhanden, während diesem bei allen *Alloeocoela crossocoela* noch Nebensteinchen paarig anliegen, die bald je aus einem Stücke bestehen, bald aus zweien, wie bei *Monocelis,* wo der Statolith radiär gestreift und gebuckelt ist. Bei *Automolos hamatus* soll die Statocyste mit rötlicher Statolymphe erfüllt und der glatte Statolith durch zwei über die Nebensteinchen hinwegziehende Fädchen aufgehängt sein. Bei *Otomesostoma auditivum* ist der Statolith plattgedrückt.

Wahrscheinlich bei allen Allöocölen liegt die Statocyste der in der Mitte der vorderen und unteren Wand des Gehirns befindlichen Grube an. Bei manchen Acölen soll sie durch einen Nervenring festgehalten werden.

Bei einer von ihm im Indischen Ozean nur in einem Exemplare gefundenen Planarie, die eine Uebergangsform darstellt zwischen Ctenophoren und Polycladen, *Ctenoplana Kowalewskii,* hat KOROTNEFF (218) eine Lithocyste beschrieben und abgebildet, die sich am aboralen Pole des Tieres befindet. Danach hat der Boden des Otolithensacks hier eine ziemlich komplizierte Struktur, und der Konkrementkörper wird von steifen Cilienfedern, die aus peripher in einer Reihe stehenden Zellen hervortreten, unterstützt. Unmittelbar hinter diesen Zellen ist jederseits eine Anhäufung von Zellen zu beobachten, von denen in verschiedenen Richtungen Fasern auslaufen, die nach KOROTNEFF ebenso wie die gleichartigen, die Sinnestentakel versorgenden Gebilde vielleicht Nervenfasern sind.

Während bei den Trematoden nichts Einschlägiges bekannt zu sein scheint (s. BRAUN, 68), erwähnt BRAUN bei den Cestoden vollkommen rätselhafte, von LINTON (258) ganz kurz beschriebene, in ihrer Funktion aber anscheinend völlig hypothetische „Gehörorgane“ von *Otobothrium crenacolle,* kleine lappenförmige, mit Härchen bedeckte Organe, die auf den Bothridien sitzen und anscheinend hervorgestreckt werden können (Abbildung s. BRAUN, 68, Taf. XLIII).

Unter den Nemertinen besitzen nach BÜRGER (76) einige Metanemertinen, die dem Genus Ototyphlonemertes angehören, am Gehirn ein Paar Bläschen, die von KEFERSTEIN und CLAPARÈDE als Otolithenblasen beschrieben wurden und stets nur einen stark lichtbrechenden Otolithen enthalten, der entweder hantelförmig aus zwei aneinander gepreßten halbkugeligen Körpern besteht oder rosettenförmig aus vielen kristallartigen Körpern zusammengesetzt ist. Die Wand der vermeintlichen Otolithenblase ist rings vom Ganglienzellbelage der Substanz des ventralen Ganglions um-

geben und zeigt keine Wimperung. Die Auffassung dieser Gebilde als Gleichgewichts- oder gar Gehörorgan erscheint vorläufig äußerst hypothetisch. Auch Bürger hält beides bei den im Sande lebenden Tieren für unwahrscheinlich. Eher findet er es naheliegend, die Seitenorgane dieser Würmer bei ihrer Aehnlichkeit mit denjenigen der Capitelliden im Sinne Eisigs (118) als Gehörorgane zu deuten.

2. Anneliden.

a) Die Seitenorgane der Capitelliden.

Bei den Capitelliden wurden Sinnesorgane beschrieben, die, besonders von Eisig (117, 118) aufs eingehendste untersucht, als den Seitenorganen der Fische homolog gedeutet und auch in ihrer Funktion diesen an die Seite gestellt wurden. Als akzessorische Gehörorgane sollen sie nach Eisig im Sinne von F. E. Schultzes (367) Auffassung von den Seitenorganen der Fische geeignet sein, „zur Wahrnehmung von Massenbewegungen des Wassers gegen den Körper oder dieses gegen die umgebende Flüssigkeit, sowie von groben durch das Wasser fortgeleiteten Stoßwellen mit längerer Schwingungsdauer, als sie den das Gehörorgan affizierenden Wellen zukommt". Zu dieser Deutung der Seitenorgane wurde Eisig durch die auffallenden Uebereinstimmungen im Bau der reizaufnehmenden Elemente bei Fischen und Capitelliden geführt. Von der Uebereinstimmung auch bezüglich der physiologischen Funktion ist Eisig so überzeugt, daß er schreibt: „an dem Tage, an dem diese Hypothese (die obige von F. E. Schultze) die Anerkennung einer unbestreitbaren Tatsache erfahren haben und so das Seitenorgansystem der Vertebraten eine befriedigende Erklärung gefunden haben wird, wird auch dasjenige der Capitelliden prinzipiell miterklärt sein". (117.)

Die Seitenorgane der Capitelliden sind (wenn wir uns an Eisigs Ausführungen über die besonders typischen Abdominalorgane von *Notomastus* halten) segmentale Sinneshügel, deren jeder mehrere Hundert äußerst zarter und vergänglicher Borstenhaare trägt. Diese Sinnesborsten gehen an der inneren Fläche der Cuticula in homogene Stäbchen über, die ihrerseits durch spindelförmige, granulierte Gebilde, die „Spindeln", mit den tiefer liegenden Elementen der Körnerschicht verbunden sind. Dieser Körnerhaufen des Sinneshügels ist als Ganglion des Bauchstranges aufzufassen, das die Verbindung zwischen Spinalnerv und Sinnesorgan vermittelt. An den Spindeln inserieren Muskeln, die Retractoren des Haarfeldes.

Während die Sinneshügel auf dem Abdomen frei stehen, stecken sie am Thorax in Hauthöhlen, aus denen sie hervorgestreckt werden können. Durch Auseinanderziehen oder Zusammendrücken der äußeren verdickten Ränder der Seitenorganspalten wird der Hügel mit der Außenwelt in Kommunikation gesetzt oder davon abgesperrt.

Bemerkenswerterweise fehlen diese Seitenorgane der sonst ausnahmslos damit ausgestatteten, im Sande oder Schlamm lebenden Capitelliden völlig bei *Capitella*, was uns an das gleiche Verhältnis der Ocellaten zu den übrigen Medusen hinsichtlich der als Statocysten bezeichneten Organe erinnert. Sie finden sich aber noch bei den Polychätenfamilien der Polyophthalmiden und Amphicteniden wie bei verschiedenen Gattungen der Lumbriculiden unter den Oligochäten. Auch hatte vor Eisig Semper (373) einen Zellstrang der Naiden als

Seitenlinie beschrieben und dem Seitenorgansysteme der Vertebraten verglichen.

b) **Sogenannte Statocysten und Otocysten bei polychäten Chätopoden.**

Bei den polychäten Chätopoden sind paarige Lithocysten bei den Sabelliden, einigen Terebelliden, Arenicolen, Ariciden und einigen Alciopiden beschrieben.

Unter den Sabelliden wurden sie zuerst bei der Gattung *Fabricia* (*Amphicora*) bekannt (QUATREFAGES, 329), dann bei *Oria*, *Jasmineira*, *Chone* von LANGERHANS (234) gefunden und von BRUNOTTE (73) bei *Branchiomma* auf beiden Seiten des Körpers entdeckt. Hier liegen sie bei den erwachsenen Tieren tief in den Geweben, durch Pigmentation noch dazu unsichtbar gemacht (ST. JOSEPH), bei jugendlichen dagegen oberflächlich (FAUVEL, 135). Die mit innerer Wimperung (SOULIER) versehenen Cysten sind nach FAUVEL milchweiße, im durchfallenden Lichte schwarze Kugeln, die zahlreiche unregelmäßige und eckige Körnchen enthalten, die sich manchmal als Nadeln von Kieselschwämmen erwiesen. Diese werden durch Cilienschlag in Bewegung gehalten und offenbar von außen hereingebracht, da ein Flimmerkanal die Cyste mit der Außenwelt verbindet, der entsprechend der oberflächlicheren Lage bei jugendlichen Tieren weiter und kürzer ist.

FAUVEL konnte bei *Branchiomma* diese Lithocysten ohne weitere operative Schädigung entfernen, doch stellte er leider keine Versuche über etwaige Ausfallserscheinungen bei der statischen Orientierung an. So müssen wir uns mit der Bemerkung begnügen, daß sich die operierten Tiere ebenso schnell wie vor dem Eingriffe bei Lichtreiz oder Wasserbewegung in ihre Röhre zurückziehen. Für weitere Versuche am gleichen Objekt ist noch von Interesse, daß bei einem Tiere die Otocysten nach 5 Monaten regeneriert waren.

Bei *Leptochone aesthetica* (CLAPARÈDE) fand CLAPARÈDE (82) im ersten borstentragenden Segmente jederseits zwei oder drei „Otocysten".

Bei den Alciopiden hatte GREEFF als „Otocysten" Gebilde beschrieben, die jedoch nach KLEINENBERG und BERANECK nur Riesenschleimzellen sind. FAUVEL (133, 134) betont, daß die Alciopiden keine Otocysten besitzen; demgegenüber hebt GIARD (s. FAUVEL) das Vorkommen wahrer Otocysten mit multiplen Otokonien bei einem pelagischen Annelid *Wartelia gonotheca* hervor und bezeichnet es als charakteristisch für die Würmer, daß sich bei manchen Formen Otocysten finden, bei den nächstverwandten Formen dagegen fehlen.

Bei den Ariciden haben BOBRETZKY und MARION (278) an *Aricia capsularis* und *A. oerstedi* (CLAP.) vom dritten und fünften Segment ab auf den folgenden je ein Paar Otocysten gefunden, deren Zahl nach der Art und auch individuell wechselte. Nach LANGERHANS (234) befindet sich bei *Aricia acustica* ein Paar solcher Organe auf dem 8.—11. Segment, die Inhaltskörper werden auf der Innenwand der Blase durch Flimmern bewegt.

Bei den ebenfalls zu den polychäten Chätopoden gehörigen, im Sande oder Schlamme bohrenden Arenicoliden hat EHLERS (114) aufs eingehendste Organe beschrieben, die zuerst von GRUBE (161) und STANNIUS (387) erwähnt und von SIEBOLD (379) als Gehörblasen gedeutet wurden. EHLERS selbst beschreibt sie mit Rücksicht auf die morphologische Aehnlichkeit mit den vermeintlichen Otocysten anderer Evertebraten als Gehörorgane und bezeichnet sie je nach der Höhe ihrer Entwicklung als Otokrypten (LACAZE-DUTHIERS) oder Otocysten. Ohne ihnen hiermit

akustische Funktionen zuschreiben zu wollen, vermutet er in diesen Gebilden vielmehr Sinnesorgane für die Erhaltung der Gleichgewichtslagen dieser Tiere. Wenn auch bisher keinerlei Versuche vorliegen, die für eine statische Sinnesfunktion dieser Organe sprechen, und auch nicht einmal nachgewiesen ist, ob sich die bei einigen Arten darin enthaltenen Konkrementkörper bei Lageveränderungen der Tiere verschieben, muß doch hier auf den verschiedenen Bau der von EHLERS untersuchten statocystenähnlichen Organe der Arenicolen eingegangen werden, die nur bei einigen der beschriebenen Arten und auch da nicht mit uneingeschränkter Wahrscheinlichkeit als Sinnesorgane aufgefaßt werden können. Da sie am lebenden Tiere leicht freizulegen sind und es sich um ein am Meere leicht zugängliches Material handelt, so dürften experimentelle Untersuchungen über ihre eventuelle Bedeutung für die Lage- und Bewegungskorrektionen wohl schätzenswerte Aufschlüsse liefern.

Auf das laute Angeben von Tönen in ihrer Umgebung reagieren diese, für Berührung sehr empfindlichen, Tiere, wie zu erwarten, nicht (EHLERS).

Die Organe liegen bei allen untersuchten Arten der Arenicolen im oberen, vorderen Teil des Buccalsegmentes und sind bei *Arenicola marina* Hohlorgane, die wie eine Retorte aus einer Blase und einem winklig abgebogenen Halse bestehen und mit einer Spaltöffnung an der Körperoberfläche münden. Sie werden von Einstülpungen der Haut gebildet und liegen bis auf ihre die Leibeshöhle berührende Kuppe allseitig von der Körperwandmuskulatur umgeben, kurz hinter und auf beiden Seiten des Gehirns und lateral vom Vorderende der Schlundringkonnektive. Im Halsteile eines solchen Organs findet sich ein Cilienbesatz, dessen Ausdehnung nicht festgestellt werden konnte, der aber jedenfalls in der Blase fehlt. Die Innenfläche der Blase wird vielmehr von einer gleichmäßig dünnen Cuticula gebildet, unter der eine ununterbrochene Schicht hoher Zylinderzellen durch die Einlagerung eines feinkörnigen gelblichen Pigmentsekretes drüsigen Charakter aufweist. Nach außen folgt dann eine dickfaserige Schicht, deren netzförmig angeordnete Elemente nicht mit voller Sicherheit als Nervenfasern angesprochen werden konnten und auch nicht nachweisbar mit den erwähnten Epithelzellen im Zusammenhang stehen. Der herantretende Nerv überzieht die Endstrecke des Halses und die Blase in gleichmäßiger Schicht.

Auch ein kleiner Teil der vorbeiziehenden Muskelfasern heftet sich an das Organ an; der so entstehende zweiteilige Muskel bewegt nach seiner Anordnung den Kolben so gegen die Körperwand, daß ein Druck die Längsrichtung des Halses trifft und sich dessen Wand in Querfalten legt.

Den Inhalt der Blase bildet eine bisweilen gelblich bis grünlich gefärbte Flüssigkeit, die sich leicht mit Wasser mischt, und ferner die „Otolithen“. Diese bestehen aus Sandkörnern, Kieselnadeln von Spongien, Diatomeenschalen, die von außen durch den Hals in die Blase eindringen und sich hier mit einer Schicht organischer Substanz überziehen. Meist sind sie zu einem Haufen verkittet, doch sind auch stets einige frei und locker liegende zu finden. Es wurden bis zu 74 in einer Blase gezählt. Die tanzende oder zitternde Bewegung, die die meisten Steinchen zeigen, soll nicht auf Molekularbewegung beruhen, wie QUATREFAGES angegeben hatte, sondern durch die Bewegung der Flüssigkeit mittels der in der Endstrecke des Halses vorhandenen Flimmerung bedingt sein.

Bei *Arenicola Claparedii* (LEV.) befindet sich an der entsprechenden Stelle nur eine taschenförmige Grube, mit einer Flüssigkeit gefüllt, doch ohne korpuskulären Inhalt, auch ohne Nervenepithel und nähere Verbindung mit dem Schlundringschenkel.

Bei *Arenicola Grubii* (CLAP.) dagegen stellt das Organ ein vollkommen kugelförmig abgeschlossenes Bläschen dar, dessen Wandung wie bei *A. marina* gebaut ist und einen kegelförmigen „Otolithenhaufen“ umschließt, dessen einzelne von der Bläschenwand selbst ausgeschiedene Körper in starken Säuren Aufhellung und

Quellung, jedoch keine Auflösung oder Gasentwicklung zeigten. Ein flüssiger Inhalt der Cyste konnte bisher nur vermutet werden.

Bei *Arenicola antillensis* (Ltk.) endlich sieht das „Gehörorgan" frei in die Leibeshöhle hinein und enthält nur einen einzigen gelblichen kugelförmigen Körper, auch hier ein Ausscheidungsprodukt der Drüsenzellen der Blasenwand.

Die verschiedenen geschilderten Formen dieses Organs werden als verschiedene Entwicklungsstufen aufgefaßt, wobei unentschieden bleibt, ob diese Reihe als Fortschritt oder Rückbildung zu gelten hat.

Wir glaubten, hier den Bau dieser Organe ausführlicher wiedergeben zu müssen, um den außerordentlich hypothetischen Charakter dieser vermeintlichen „Gehörorgane" oder statischen Sinnesorgane um so deutlicher zu erweisen, bei welchen offenbar eine drüsige Funktion die Hauptrolle spielt und die eines eigentlichen Sinnesepithels wie zum Teil auch der nachweisbaren Verbindung mit dem Nervensystem entbehren.

Nach Fauvel (133), der diese Organe bei *Arenicola ecaudata* und *A. Grubii* untersucht hat und ebenfalls keine Cilien nachweisen konnte, hört die Bewegung der Inhaltskörper, deren in jeder Blase 1—3 große und viele kleine vorhanden waren, beim Anstechen der Blase mit einer Nadel sofort auf. Die kleinen sollen sich nach Fauvel durch Brownsche Molekularbewegung bewegen und dadurch die großen mitreißen.

Bei *Amphitrite Edwardsii* fand Fauvel keinen Inhaltskörper.

c) Reaktionen auf Schallreize bei Sabelliden usw.

An der ebenfalls zu den Sabelliden gehörigen *Spirographis Spallanzani*, bei der anscheinend keine derartigen Lithocysten vorhanden sind, hat Winterstein (422) Untersuchungen angestellt, die eine grundsätzliche Bedeutung als Versuche über Reaktionen auf Schallreize bei Tieren ohne Gehörorgane besitzen. Ausgehend von der Beobachtung, daß dieser röhrenbewohnende Ringelwurm seine Kiemenkrone auf die leiseste Berührung blitzschnell in eine Röhre zurückzieht, selbst durch starke Wellenbewegungen des Wassers dagegen im allgemeinen nicht beeinflußt wird, fand Winterstein, daß sich bei diesem Tiere tatsächlich die schwachen, aber frequenten, von einer Schallquelle ausgehenden Wellen als wirksamer erweisen. Bei dem Anblasen einer tiefen Membranpfeife unter Wasser in einer Entfernung von 2—10 cm erfolgte fast stets sofortiges Zurückziehen der Kiemenkrone. Wurde aber die Ausströmungsöffnung der Membranpfeife zugehalten und nun durch Blasen pro Sekunde 2—3 schallose Einzelwellen von beträchtlich größerer Intensität hervorgerufen, so zeigte sich bei Annäherung fast bis zur Berührung keine Wirkung auf das Tier.

Aehnliche Versuche hatte Marage (276) an den mit den Sabelliden nahe verwandten und wie *Spirographis* der Lithocysten entbehrenden Serpuliden vorgenommen — nach Gegenbaur (151) existieren bei *Serpula* paarige Otocysten — indem er gesprochene oder gesungene Vokale durch eine Kautschukmembran hindurch im Wasser auf *Serpula* einwirken ließ. Die Tiere zogen nur bei tiefen Tönen, dagegen nicht bei hohen, auf derartige akustisch mechanische Reize hin ihre Flagellen zurück. Mit Recht hebt Marage hervor, daß es sich dabei nicht um eine Gehörsfunktion, vielmehr um eine dem Berührungssinne zuzuschreibende Erscheinung (un phénomène de tact) handelt.

Im gleichen Jahre berichtete Zeleny (438), daß sich die von ihm

in Neapel beobachteten Serpuliden *Hydroides pectinata* in ihre Röhren zurückzogen, sobald draußen die Musik zu spielen begann, um erst nach deren Beendigung wieder hervorzukommen. Genauer wurde diese Eigentümlichkeit durch Winterstein untersucht, der auch bei *Hydroides* ein sofortiges Verschwinden des zarten Flaumes der Kiemenkrone als Reaktion auf das Anblasen der Membranpfeife in 10—30 cm Entfernung ebenso wie auf Schlagen gegen den Boden des Aquariums oder auf Klopfen an die Gefäßwand beobachten konnte, während auch hier Wellen von geringer Frequenz oder sonstige schallose Erschütterungen des Wassers von nicht zu großer Intensität meist vollkommen wirkungslos blieben.

Im Anschluß an Wintersteins Versuche unterwarf Körner (216) einen den limicolen Oligochäten angehörigen fadenförmigen Wurm, *Tubifex rivulorum*, den gleichen Untersuchungen. Dieses der Hörbläschen entbehrende Tier steckt gewöhnlich mit dem Kopfende im Schlamme seichter Bäche oder Gräben und führt mit seinem in das Wasser hervorragenden Schwanzende unablässig peitschende Bewegungen aus. In ganz analoger Weise wie *Spirographis* und *Hydroides* zogen sich nun diese Würmer beim Stoßen gegen das sie enthaltende Gefäß oder den darunter befindlichen Tisch blitzschnell in den Schlamm zurück, ebenso beim Tönen der Membranpfeife unter Wasser, während sie auf schallose Wellen wie auf nicht allzu grobe Bewegungen des Wassers nicht reagierten.

Bei den

III. Tunicaten

finden sich unpaare Organe, die als Statocysten aufgefaßt werden könnten, die jedoch der experimentellen Untersuchung noch nicht zugänglich waren.

Die Appendicularien (Seeliger, 369) haben eine schon von Huxley als Otolithenblase beurteilte Lithocyste, die dem Gehirnganglion, fast immer zu dessen linker Seite, fest anliegt und eine Wandung aus einschichtigem Plattenepithel besitzt, die an einer Stelle innig mit dem Ganglion verwachsen ist. Die Plattenzellen der mit Flüssigkeit gefüllten Blase tragen feine Haare, die den sphärischen (nach Hartmann linsenförmigen) Statolithen in der Schwebe erhalten. Das Organ zeigt eine hohe Uebereinstimmung mit den Sinnesblasen der Ascidienlarven, die von Kowalewsky (219) und Kupffer (226) als einfachste Gehörorgane (s. 184, p. 173) beschrieben wurde. Auch hier schließt sich die Lithocyste dem Gehirnganglion an; bei den Cyclomyariern ist sie durch einen langen Nerven damit verbunden.

Ciona intestinalis ist, wie Marage (276) beobachtet hat, zwar unempfindlich für hohe, doch sehr empfindlich für tiefe Töne, die dem Wasser zugeführt werden (vgl. die Notiz bei den Serpuliden), und reagiert darauf mit Einziehen ihrer Siphonen.

IV. Echinodermen.

Für Organe des Gleichgewichtssinnes wurden von Cuénot die von Lovén entdeckten, als Sphäridien bekannten Anhangsgebilde der Echiniden ausgegeben, nachdem sie von anderen Forschern hypothetisch den chemischen Sinnesorganen zugeschrieben wurden

(s. LUDWIG-HAMANN, 268). Nach HAMANN sollten sie den Tieren die Schwingungen der Flüssigkeit wie des Bodens bemerkbar machen, und auch DELAGE (106) neigt dazu, sie als statische Organe aufzufassen, da ihre Masse, auf einem Zapfen artikulierend, der Schwere nach auf ihren sensiblen Wulst einen Druck ausübt. Doch führten die von DELAGE an *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus esculentus* ausgeführten Versuche zu dem Ergebnis, daß diese Tiere auch nach Entfernung der in der Medianlinie der 5 Radien angeordneten Sphäridien aus Rückenlage umdrehen und, wenn auch langsamer, klettern wie normale Tiere. Nach DELAGES Ansicht können die Sphäridien also jedenfalls nicht als die einzigen Organe eines Orientierungssinnes betrachtet werden, zumal auch die Asteriden gar keine derartigen Organe besitzen.

Die Statocysten der Synaptiden.

Von höherem Interesse sind hier für uns die Synaptiden unter den apoden Holothurien, deren Lithocysten nach den Untersuchungen von CLARK (86) und besonders von BECHER (33, 34, 35) mit Wahrscheinlichkeit als statische Sinnesorgane angesehen werden dürfen. Im folgenden stützen wir uns im wesentlichen auf die eingehenden Arbeiten von BECHER.

Als erster beschrieb JOHANNES MÜLLER (296, 297) bei Synaptidenlarven Bläschen mit zitternden Doppelkörnern, wie sie dann von THOMSON (404) bei *Leptosynapta inhaerens* und von KEFERSTEIN (208) bei *Rhabdomolgus ruber* gefunden und später bei allen darauf untersuchten Synaptiden nachgewiesen werden konnten. Die später nach BAUR (32) benannten Bläschen wurden von SEMON (371, 372) als Otocysten angesprochen und nach der durch DELAGE begründeten allgemeinen Aenderung der Auffassung zunächst von CUÉNOT (94, 95) als statische Sinnesorgane erklärt, von CLARK (85, 86) als solche begründet.

Die 10 Statocysten der Synaptiden liegen in der Kopfregion nahe dem Ursprung der 5 Radialnerven aus dem Nervenring, und zwar je eine an jeder Seite des Radialnerven (s. Fig. 3) und stets mit diesem verbunden durch Nerven, die sich an der Basis der Statocyste mit einer kegelförmigen Verbreiterung ansetzen. Die Wand der (bei *Rhabdomolgus* 40×60 μ großen) Bläschen besteht aus einer einfachen Lage kubischer Zellen, die an der dem Nerven zugekehrten Stelle etwas höher sind und sich mit Thionin bordeauxrot färben. Die gleiche Färbung nehmen auch die merkwürdigen Inhaltskörper (Statolithen) an, die ihrem Baue nach aus einer Zelle bestehen, die durch einen kugeligen Einschluß so stark aufgetrieben ist, daß ihr Kern zu einer flachen Scheibe geworden ist. Bei *Rhabdomolgus* fand BECHER in jedem Bläschen bis acht solcher Innenzellen, während deren bei der am meisten untersuchten *Leptosynapta inhaerens* nur eine oder zwei vorkommen. Bei *Leptosynapta bergensis* dagegen, die BECHER als hauptsächliches Beobachtungsmaterial benutzte und die auch in Helgoland vorkommt, finden sich zuweilen zwanzig solcher Inhaltskörper in jeder Blase, von denen sich in höchst auffälliger Weise stets je einer durch seine bei weitem bedeutendere Größe unter den übrigen auszeichnet (s. Fig. 4). Der Aggregatzustand des Einschlusses dieser Innenzellen ist allem Anscheine nach der feste. Da sie sich

bei Zusatz von Säuren ohne eine Gasentwicklung auflösen, so ist offenbar kohlensaurer Kalk in diesen Statolithen nicht vorhanden, was um so auffallender ist bei einem Tiere, in dessen übrigen Geweben

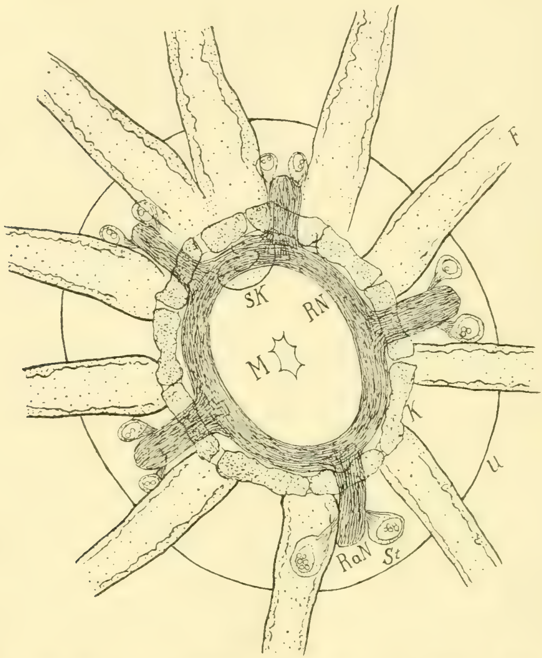


Fig. 3. Kopfregion von *Rhabdomolgus ruber* von oben gesehen. *M* Mundöffnung *RN* Ringnerv, *RaN* Radialnerv, *St* Statocyste, *SK* Steinkanal. Nach dem Leben gezeichnet und halbschematisch ergänzt von S. BECHER.

in so reichlichen Mengen Kalk abgelagert ist (SEMON). Sie sind aber deutlich schwerer als die sie umgebende Bläschenflüssigkeit und nehmen, wie sich BECHER am lebenden Präparate überzeugen konnte, immer die tiefste Lage darin ein.

Nach SEMON (371, p. 411) sind die Innenzellen mit Flüssigkeit erfüllte Bläschen, die bei Zusatz von Säure, Sublimat oder Alkohol platzen.

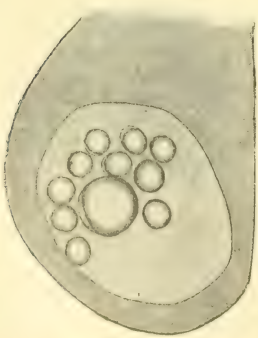


Fig. 4. Lithocyste von *Leptosynapta bergensis*. Nach BECHER.

Die zitternde Bewegung läßt sich nur an den kleinen Innenzellen, nicht aber an der großen, beobachten. Sie beruht nicht auf einer früher irrtümlich angenommenen Bewimperung der Bläschen, sondern auf Brownscher Molekularbewegung.

Für die Annahme einer akustischen Funktion dieser früher als Hörbläschen bezeichneten Sinnesorgane liegen keine Gründe vor. Nach Quatrefages und Semon reagieren die Synaptiden nicht auf Töne; wohl aber sind sie für alle Erschütterungsbewegungen des Seewassers oder des Sandes sehr empfindlich (Quatrefages, 328; Semon; Becher) und heften sich daraufhin teils sofort an den Boden des Gefässes oder verkriechen sich eilig im Sande. Offenbar dienen die beschriebenen Organe zur statischen Sinnesfunktion, eine Ansicht, die besonders Becher in theoretisch bemerkenswerter Weise näher begründet und entwickelt hat, indem er sie für die Perzeption der Lage des Tieres wie seiner Bewegungen und ihrer Schnelligkeit in Anspruch nimmt.

Unter den pedaten Holothurien besitzen die Elasipoden eine größere Zahl (14—100) als Gehörbläschen beschriebener Organe (s. 376).

V. Mollusken.

Bei den Mollusken finden sich außer bei den Amphineuren (Chitonen, Solenogastren), wo sie wahrscheinlich durch Rückbildung verloren gegangen sind (v. Buddenbrock, 74), wie ferner bei einigen aberranten Formen aus den übrigen Abteilungen, durchgängig Lithocysten, die namentlich bei den guten Schwimmern hoch entwickelt sind. Es sind meist paarige Organe, die gewöhnlich im Fußteile des Körpers auf den Pedalganglien oder in ihrer Nähe gelegen und entweder allseitig geschlossen sind oder durch einen langen Kanal an der Oberfläche des Fußes offen ausmünden (s. Fig. 5). Sie sind ferner mit bewimperten Epithelzellen ausgekleidet und werden stets vom Cerebralganglion aus innerviert (151, 186, 376).

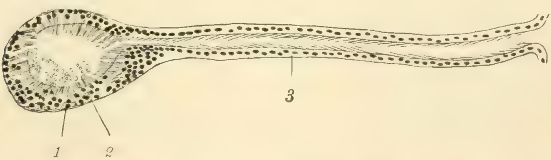


Fig. 5. Lithocyste einer Miesmuschel (*Mytilus galloprovincialis*). *1* Sinneszellen, *2* Statolithen, *3* Einstülpungskanal. Nach List aus Hesse.

Besonders den Arbeiten von Siebold (378, 379), der zuerst diese Organe der Mollusken würdigte, wie von Kölliker (212) und Leydig (253) verdanken wir hier die ersten morphologischen Kenntnisse. Zweckmäßigerweise sollen hier erst die Schnecken, dann die Muscheltiere Besprechung finden.

Aus dem großen Kreise der

1. Schnecken (Gastropoden, Cephalophoren)

verdienen hier die Heteropoden besonders eingehende Berücksichtigung, da *Pterotrachea* allein von allen Schnecken mit ihren Statocysten bereits experimentell physiologische Bearbeitung erfahren hat.

a) Die Statocysten von Pterotrachea.

Auch der feinere Bau dieser von den früheren Autoren als Gehörorgane beschriebenen Gebilde ist, nächst den älteren Arbeiten von Leuckart (248), Gegenbaur (150), Leydig (250—257), Boll (62) und Ranke (338, 339), besonders durch Claus (87, 88), Solger (385), Retzius (351) und Tschachotin (410), sehr genau aufgeklärt, so daß sich seine Darstellung für die Zwecke dieses Handbuches hier besonders eignet.

Da es hier zu weit führen würde, auf die zum Teil durch neuere Untersuchungen schon wieder umgewandelten Anschauungen der früheren Autoren über die beim Aufbau der Statocysten von *Pterotrachea* beteiligten Gebilde näher einzugehen, wollen wir im wesentlichen der trefflichen, auf Bütschlis Anregung entstandenen Arbeit von Tschachotin (410) folgen, um dann auf die bereits vorher von Ilyin an *Pterotrachea* angestellten Versuche zurückzukommen.

Die Statocysten sind bei diesen durchsichtigen pelagischen Kielschnecken, die mit der Flosse (Fuß) nach oben zu schwimmen pflegen, als zwei glashelle Kugelblasen etwas kaudalwärts vom Cerebralganglion durch Faserzüge an den umgebenden Wänden der Körperhöhle befestigt (s. Fig. 6). Zu jeder tritt vom Cerebralganglion her aus dem hinteren Dorsalnerven ein besonderer Nervus staticus, um in 12—16 Meridianzügen die Oberfläche der Blase bis zu dem, nicht genau entgegengesetzten morphologisch dorsalen Pol zu überziehen. Hier, wo das Epithel eine verdickte Stelle, die Macula, bildet, gehen die Nervenfasern direkt in die Sinneszellen über.

Das die Statocyste innen auskleidende Epithel zeigt verschiedene Zellformen, die sich auf Wimperzellen und indifferente Zellen reduzieren lassen. In der $^1/_5$—$^1/_4$ der genannten Blasenwand einehmenden Macula findet sich eine große bewimperte Sinneszelle, die Zentralzelle, und, in ihrem Bau prinzipiell damit übereinstimmend, die kleinen Sinneszellen, bei denen Basalkörnchen und Wimperwurzeln nur in geringerer Anzahl vorhanden sind. Die Härchenenden ragen frei ohne Verklebung in das Blasenlumen hinein.

In dem als Antimacula bezeichneten übrigen Teile der Blasenwand verteilt stehen die Wimperborstenzellen, von denen sich je ein Ausläufer in eine zu den Meridianbündeln tretende Nervenfaser und bis in den Nervus staticus verfolgen läßt. Die längsten Cilienbüschel haben die der Macula genau gegenüberstehenden Zellen, so daß der Statolith beim Aufrichten der Cilien gegen die Macula hin gestoßen und in dieser exzentrischen Lage gehalten wird (s. Fig. 7), während er bei angelegten Cilienbüscheln im Zentrum der Statocyste zitternd und rotierend schwebt (s. Fig. 8). Nach Tschachotins Beobachtungen, die er am lebenden Tiere mit Hilfe eines besonderen Fixiergestelles ausführte, ist nicht diese angelegte Stellung der dann

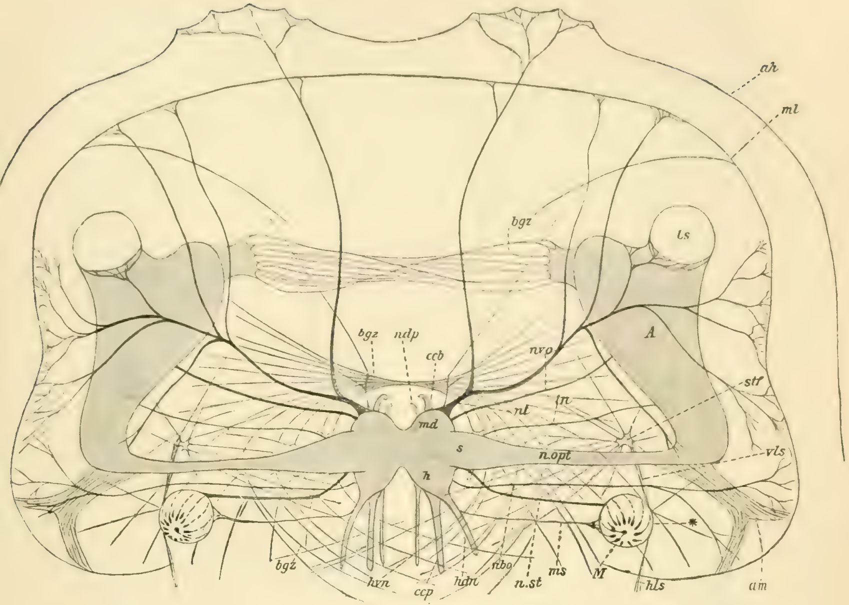


Fig. 6. *Pterotrachea mutica.* Das Cerebralganglion und seine Umgebung. *md, s, h* Dorsale, seitliche und hintere Portion des Cerebralganglion, * Statocyste, *M* Macula, *A* Auge, *Ls* Linse. Nach TSCHACHOTIN.

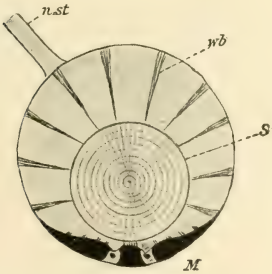


Fig. 7.

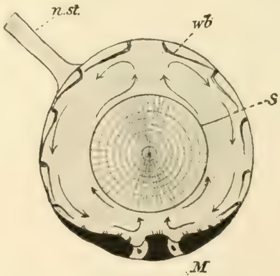


Fig. 8.

Fig. 7. Lage des Statolithen und der Wimperbüschel beim Aufrichten der letzteren. Nach TSCHACHOTIN.

Fig. 8. Lage des Statolithen und der Wimperbüschel nach Anlegen der letzteren. Nach TSCHACHOTIN.

noch leise zitternden Cilien die Ruhestellung, sondern die aufgerichtete.

Die das Lumen der Statocyste ausfüllende Statolymphe ist eine tropfbare Flüssigkeit, die allem Anschein nach Eiweiß enthält.

Auch über die chemische Zusammensetzung, wie die feinere Struktur und Bildungsweise des Statolithen von *Pterotrachea* verdanken wir Tschachotin genauere Untersuchungen. In verdünnten Säuren erfolgt Auflösung unter Gasentwicklung, es bleibt aber ein organisches Stroma von gleicher Größe und Form wie der Statolith selbst zurück. Die anorganischen Bestandteile waren Calcium, etwas Magnesium, Kohlensäure, Phosphorsäure und vielleicht auch Spuren von Schwefelsäure. Der Hauptbestandteil $CaCO_3$ ließ sich den aus Calcit (Kalkspat) bestehenden Sphäriten aus Hühnereiweiß vergleichen. Splitter des Statolithen erwiesen sich im polarisierten Lichte als optisch positiv.

Das bei Auflösung des Statolithen zurückbleibende organische Stroma ist ebenso wie jener konzentrisch geschichtet, doch nicht wie jener radiär gestreift (Fig. 9). Es gibt die Farbenreaktionen der Eiweißkörper (Xanthoprotein, Biuret, Millon), ist in Mineralsäuren unlöslich, in starken Alkalien dagegen (schwer) löslich und besteht wahrscheinlich aus einem dem Conchiolin verwandten Albuminoid (wie aus gewissen Uebereinstimmungen mit der Linsensubstanz desselben Tieres geschlossen wird).

Der genau kugelrunde Statolith (Fig. 10) besitzt im Zentrum eine kleine hohle runde Kammer und zeigt unter den konzentrischen



Fig. 9.

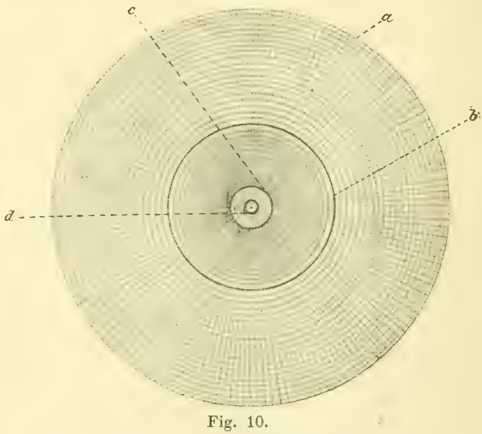


Fig. 10.

Fig. 9. Das entkalkte organische Stroma eines Statolithenbruchstückes. Nach Tschachotin.

Fig. 10. Statolith von *Pterotrachea*. *d* Innere Grenzlinie des Larvenstatolithen, einen Hohlraum umfassend, *c* äußere Grenzlinie des Larvenstatolithen, *b* mittlere Grenzschicht. Nach Tschachotin.

Schichtungsringen einige, die sich durch ihre ziemlich konstante Entfernung vom Zentrum als Grenzen verschiedener Wachstumsperioden (Larvenstatolith und spätere Appositionsschichten) kennzeichnen. Die weitere mikroskopische Untersuchung des feineren Baues des Statolithen ergab Uebereinstimmungen mit demjenigen von künstlichen

Calcosphäriten hinsichtlich der radial wie konzentrisch angeordneten Hohlkämmerchen. Die Kalkkämmerchen fallen genau mit den Hohlräumen des Stromas zusammen.

Bei der Verfolgung des Faserverlaufes der beiden Nervi statici erhielt TSCHACHOTIN weitere bemerkenswerte Ergebnisse, insofern als gewisse Beziehungen (Faseraustausch) dieser Nerven zu den motorischen Nervi basales oculi bestehen, die vielleicht auf kompensatorische Augenbewegungen bei Veränderungen der Gleichgewichtslage hindeuten. Ferner ergab sich eine partielle Kreuzung der beiderseitigen Statocystennerven, die lebhaft an den Faserverlauf im Chiasma nervi optici bei Wirbeltieren erinnert und offenbar eine analoge Korrespondenz der Maculae zur Folge hat (s. Fig. 11). Der Druck der Statolithen muß ja auch in der

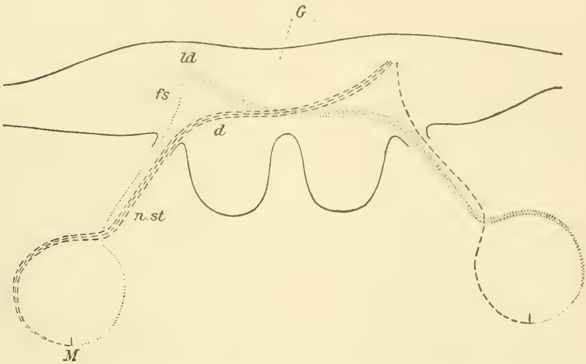


Fig. 11. Die Korrespondenz der Maculae der beiden Statocysten von *Pterotrachea*. Chiasma der Nervi statici. *G* Cerebralganglion, *ld* lateral-dorsale Zellenhäufung, *d* dickes, *fs* feines Bündel des Nervus staticus, *M* Macula, Nach TSCHACHOTIN.

Weise wirken, daß, wenn z. B. bei Neigung nach links der linke Statolith auf die laterale Maculapartie drückt und so die Sinneszellen erregt, dann derjenige des rechtsseitigen Organs auf dessen mediane Partie seinen Druck ausübt.

b) Die Funktionen der Statocysten bei Pterotrachea.

Wie es für die meisten Klassen der Wirbellosen gilt, so haben auch die Lithocysten der Schnecken (*Pterotrachea*) den Uebergang ihrer Deutung als akustische in die als statische Sinnesapparate erfahren. RANKE (338), der das Aufrichten der Cilien und die dadurch bedingte exzentrische Bewegung des Statolithen als Wirkung eines stärkeren Schalles sicher feststellen zu können glaubte, bezeichnet die Macula direkt als CORTIsches Organ, dessen Hörstäbchen bei Schallreizen durch die Wellenbewegung der Cystenwand oder der Endolymphe in Mitschwingung gerieten, während die Cilienbüschel als Akkommodationseinrichtung, der Otolith als Tetanomotor und zugleich als Dämpfer für die Hörstäbe dienen sollten.

Während hier nur Hypothesen und keine experimentellen Beweise (Versuche nicht beschrieben) vorlagen, fand Beer (39) bei *Pterotrachea* meist keine Reaktion, die als Phonoreflex anzusprechen gewesen wäre, nach Durchtrennung des statischen Nerven dagegen ähnliche Ausfallserscheinungen wie bei *Penaeus*. Auf verschiedene Reize hin sah Beer die Cilien den Stein auf ihre Spitze nehmen und festhalten, und er äußert demgemäß hypothetisch, daß in derartigen Statocysten Drehungen des Körpers durch Vorübergleiten der Kugel an den Cilien, Veränderungen der Beschleunigung nach verschiedenen Richtungen durch Druck auf jeweils verschiedene Cilienspitzen angezeigt werden könnten (p. 379). Daß die Statocysten tatsächlich keine Gehörorgane sind, geht aus den Arbeiten von Ilyin (200—203) und von Tschachotin hervor. Ilyin sah bei 30-facher Vergrößerung, wie sich die Wimpern von Zeit zu Zeit alle gleichzeitig erheben und den Statolithen festhalten, und konnte auch diese Bewegung als Reaktion auf das leiseste Klopfen auf den Tisch oder den Objekttisch des Mikroskopes beobachten, während sie bei Klopfen auf ein marmornes Fensterbrett, wenn das Mikroskop darauf stand, ebenso wie bei Tonerzeugung durch Schlagen mit einer Schere an ein Glasgefäß oder eine Tasse ausblieb.

Tschachotin konnte auch bei derartigen Erschütterungen, wie ferner auch bei akustischen Reizen (den Tönen einer schrillen Pfeife, einer Glocke außerhalb wie dem Läuten einer Weckeruhr in verschlossenem Gefäße innerhalb des Wassers) weder reflektorische Bewegungen der Tiere beobachten, wie sie bei leiser direkter Berührung oder bei plötzlicher Belichtung lebhaft eintreten, noch auch Abänderungen des wechselnden Aufrichtens und Absinkens der Wimpern feststellen, die einander vielmehr in völlig gleichmäßigem Rhythmus abwechseln.

Ein experimenteller Beweis für die Hörfunktion der Lithocysten der Gastropoden fehlt also auch heute noch wie zur Zeit, als Lacaze-Duthiers (228) auf diesem Gebiete seine anatomisch-histologischen Studien bekannt gab.

Die statische Funktion der Lithocysten von *Pterotrachea* hat Ilyin zuerst mit Sicherheit nachgewiesen. Während nach Steiner (395, s. Solger, 385) Tiere, die Kopf und Rüssel verloren hatten, noch in den normalen Bewegungsformen umherschwimmen sollten, fand Ilyin, daß die Entfernung beider Bläschen bei einer *Pterotrachea* das Tier der Fähigkeit beraubt, in die normale Lage mit der Flosse nach oben zu kommen, und es in kreisförmige Bewegungen in einer vertikalen Ebene oder um die Längsachse des Körpers geraten läßt. Durch die Entfernung der Augen wurden hingegen keine Bewegungsstörungen verursacht, wie auch Tschachotin bestätigen konnte.

Tschachotins eingehende Versuche ergaben, daß der Sitz des Bewegungszentrums im Pedalganglion gelegen ist, während Koordination und Tonus der Muskulatur vom Cerebralganglion unterhalten werden. Beiderseitige Durchschneidung des Nervus staticus führt ebenso wie die Exstirpation beider Statocysten völlige Desorientierung herbei, wobei das Tier mit der Flosse nach unten schwimmt, Purzelbäume schlägt und in verschiedenen Richtungen umherrollt. Nach linksseitiger „Entstatung" (Beer), d. h. Entfernung der linken Statocyste, rollt das Tier um

seine Längsachse nach rechts herum, bei rechtsseitiger Entstatung tritt linksseitige Krümmung und Rotation ein.

In der Erschlaffung der Körpermuskulatur auf der operierten Seite (Durchschneidung des Nervus staticus oder Exstirpation der Statocyste) tritt eine bemerkenswerte Tonusfunktion der Statocysten hervor, die sich auf die Muskulatur der gleichen Körperseite bezieht. Die alleinige Entfernung der beiden Statocysten hat aber keine so starke Herabsetzung des Muskeltonus zur Folge wie die Durchtrennung der beiden Cerebropedalkommissuren, d. h. die Ausschaltung des ganzen Cerebralganglions (Cerebraltonus). Der Einfluß jeder der beiden Statocysten macht sich, wie weitere Operationen zeigten, auf beide Körperseiten geltend, indem die von der gleichseitigen Statocyste kommenden Impulse in der gekreuzten Cerebropedalkommissur verlaufen, also eine Kreuzung im Cerebralganglion und eine zweite im Pedalganglion erfahren, während die von der anderseitigen Statocyste kommenden Impulse in der gleichseitigen Kommissur verlaufend nur im Pedalganglion eine Kreuzung erfahren.

Im wesentlichen zu den gleichen Ergebnissen gelangte kürzlich auch Polimanti (325), nach dessen Versuchen durch die Ausschaltung einer Statocyste durch Injektion von Cocain eine Herabsetzung des Tonus auf beiden Seiten, aber in viel höherem Grade auf der entgegengesetzten Seite eintrat. Nach beiderseitiger Ausschaltung beobachtete Polimanti eine erhöhte motorische Reflextätigkeit.

Bezüglich der Wimperborstenzellen stimmt Tschachotin der Auffassung Rankes bei, daß diese keine reizperzipierenden Elemente seien. Ihre Innervation ist demnach eine motorische, die mit der rhythmischen Cilienbewegung in Zusammenhang steht, indem die vom Ganglion kommenden Impulse die vermeintliche Ruhelage (nach Tschachotin der Erregungs- und Kontraktionszustand) der der Wand anliegenden Cilien rhythmisch aufheben; so können diese sich vermöge ihrer Elastizität aufrichten und den Statolithen gegen die Macula drängen, wo er je nach seiner und des Tieres Lage die verschiedenen Sinneszellen drückt und so die Lagereflexe auslöst.

Der bereits besprochenen rhythmischen Aufrichtung der Wimpern und der dadurch erfolgenden Abhebung des Statolithen schreibt Tschachotin die Bedeutung zu, daß dadurch die Sinneszellen die Möglichkeit erhalten, auszuruhen, um für die nächsten Druckwirkungen wieder ihre volle Erregbarkeit zu besitzen. Eine reflektorische Abhängigkeit des Wimperrhythmus von den in der Macula ausgelösten Erregungen stellt Tschachotin in Abrede.

c) Pulmonaten.

Für die Pulmonaten, bei denen die Lithocyste das einzige Sinnesorgan ist, das mit seiner Innervation vom Cerebralganglion aus durch die ganze Reihe fast unverändert hindurchgeht (Simroth, 382), sind biologisch-physiologische Untersuchungen über diese vermutlich auch hier im Dienste der statischen Funktionen stehenden Organe einstweilen noch eine Forderung der Zukunft.

2. Muscheltiere (Lamellibranchier, Acephalen).

Hier liegen die konstant vorhandenen Lithocysten in der Nähe der Pedalganglien. Als archaistischen Zustand beschrieb Pelseneer (316, 317) bei Nuculiden (primitiven Lamellibranchiern) Bläschen, die durch einen an der Oberfläche des Fußes mündenden Kanal mit der Außenwelt verbunden sind und statt selbstgebildeter Konkremente Sand enthalten.

In den Organen der Najaden (*Unio*) finden sich nach Apathy (15) zwei alternierende Zellarten, deren eine den Inhaltskörper in Rotation erhalten soll, deren andere einen Faden in die Flüssigkeit des Bläschens sendet. Diese Zellen sind zugleich nervöse Elemente und von einem feinen Nervennetz umgeben. Schierholz (364) beschrieb bei *Unio pictorum* neben den eigentlichen „Gehörbläschen" noch je ein kleineres ähnliches Bläschen.

Die im Sande grabenden Scaphopoden besitzen die gleichen vom Cerebralganglion innervierten Organe an der Hinterseite der Pedalganglien. Ihre Bindegewebskapsel geht kontinuierlich in das Neurilemm über. Der Nerv verbreitet sich zwischen der bindegewebigen Hülle und dem niedrigen Epithel, das einzelne, in gleichen Abständen verteilte Cilien trägt, die, je in einem Kreise stehend, trichterförmig auseinanderstrahlen (s. Simroth, 381, p. 406). Nach Plate (324) erhalten bei *Dentalium* diese isolierten Cilienbüschel durch ihre Flimmerung die zahlreichen Inhaltskörper, kugelige Cystolithen, in Bewegung, die bisweilen konzentrisch geschichtet sind und sich in Säuren nach Lacaze-Duthiers mit, nach Plate ohne Aufschäumen lösen (s. 381).

Eine höchst bemerkenswerte Asymmetrie der Statocysten beschreibt v. Buddenbrock (74) für die Vertreter der Gattung *Pecten*. Sie besteht darin, daß die linke Statocyste, die der gewöhnlich nach oben gekehrten Seite der Muschel angehört, einen großen Statolithen enthält, während die rechte zahlreiche kleine Statokonien aufweist. Die rechte Seite des Körpers ruht bei *Pecten* in der tief ausgehöhlten Schale, auf der das Tier zu liegen pflegt, die linke entspricht der platten als Deckel dienenden Schale.

Die *Pecten*-Muschel kann mit Hilfe der Muskulatur ihrer Mantelsäume verschiedene Bewegungen ausführen, durch den Rückstoß des Wassers nach vorn schwimmen (wobei das Wasser beim Zuklappen der Schalen am Schloßrande aus dem Mantelraum nach hinten ausgestoßen wird); ferner rückwärts schwimmen (Fluchtbewegung; wobei das Wasser nach vorn ausgespritzt wird), in der gewöhnlichen Ruhelage Drehbewegungen um eine vertikale Achse ausführen und endlich aus der anormalen Lage auf der platten Schale durch eine rapide Bewegung der Schalen in die normale Lage umdrehen.

Leider gelang es infolge anatomischer Schwierigkeiten nicht, die Statocysten, für die v. Buddenbrock a priori die Gleichgewichtsfunktion annimmt, experimentell auszuschalten, so daß sich die eingehenden Betrachtungen desselben Autors über die Funktionsweise dieser asymmetrisch entwickelten Organe zunächst nur auf Hypothesen und Analogien mit *Pterotrachea* stützen.

Immerhin ist von den mitgeteilten Beobachtungen einmal von Wichtigkeit, daß die normale Schwimmbewegung stets in einer schräg aufwärts und vorwärtszeigenden Richtung erfolgt, die als Resultante

der niederziehenden, der vorwärts bewegenden und der aufrichtenden Kraft gedacht werden kann. Zum anderen ergaben Versuche, in denen die Muschel an einem mit Klebwachs befestigten Faden im Wasser schwebend aufgehängt wurde, wobei sie durch Wahl des Aufhängepunktes in jede beliebige Anfangslage gebracht werden konnte, daß das Tier auf alle verschiedenen Lagen durch drehende Bewegungeu in der Weise reagiert, daß es sich in die soeben bezeichnete bevorzugte Schwimmlage einstellt.

v. Buddenbrock sieht nun einen indirekten Beweis für die statische Sinnesfunktion der Statocysten bei *Pecten* in der Ueberlegung, daß die asymmetrische Einstellung der Muschel sich gut mit der Asymmetrie der Statocysten und der Annahme, die freilich erst noch zu beweisen wäre, vereinbaren lasse, daß die linke Statocyste „physiologisch kräftiger" sei. Durch die asymmetrischen Statocysten soll demnach die Einstellung in eine zur Schwerkraft symmetrische Lage verhindert werden, während eine Symmetrie der Statocysten bei *Pecten*, wie die weitere hypothetische Betrachtung ergibt, unzweckmäßige Bewegungen zur Folge haben müßte. Welches die zur Schwerkraft symmetrische Lage bei *Pecten* ist, wird dabei leider physikalisch nicht näher angegeben, etwa nach Beobachtung am toten oder narkotisierten Objekt. Daß die beiden in Fig. 7 schematisch dargestellten Lagen zur Schwerkraft symmetrisch sein sollen, erscheint nicht ganz verständlich, sobald auch die Asymmetrie und die dadurch bedingte Gewichtsverschiedenheit der beiden Schalenhälften und ihres Inhaltes bei *Pecten* berücksichtigt werden.

Es wäre sehr zu wünschen, daß sich die experimentellen Schwierigkeiten auch bei diesem interessanten Objekt überwinden ließen.

3. Cephalopoden.

a) Reaktion auf Schallreize.

Ueber die Frage der Reaktion auf Schallreize bei den Cephalopoden hat Baglioni (21) in Neapel Versuche mit *Octopus* angestellt. Alle Geräusche oder Töne, wie Schreien, Pfeifen, Klatschen, die fern oder nahe dem Bassin in der Luft erzeugt wurden, blieben völlig wirkungslos. Durch alle Erschütterungen des Wassers, auch durch verschieden hohe Töne von Wasserpfeifen wurden die Octopoden dagegen aufs heftigste beunruhigt. Offenbar hingen diese Reaktionen mit der außerordentlich feinen Erregbarkeit der Haut von *Octopus* für Tastreize zusammen, wie sie von Baglioni (20) beobachtet wurde.

b) Die Statocysten der Cephalopoden

wurden von Hunter (191) entdeckt, Monroe fand darin den Stein, und Scarpa beschrieb die Organe genauer und unterschied ein mit Flüssigkeit gefülltes membranöses Vestibulum, das in einem knorpeligen Vestibulum eingeschlossen sei. und die bei *Sepia*, *Loligo* und *Octopus* verschiedenartigen Steine. Auch E. H. Weber (417) widmet den vermeintlichen Gehörorganen der Cephalopoden eine eingehende, von Abbildungen begleitete Darstellung. Nach seiner Auffassung soll die zwischen dem knorpeligen und dem membranösen Vestibulum be-

findliche Flüssigkeit die „Tremores“ des Knorpels auf die Membran übertragen. Die im häutigen Vestibulum enthaltene Flüssigkeit beschreibt Weber als Wasser mit einer Beimengung von wenig weißer Kalkmasse. Der semiovale, konkav-konvexe Lapillus haftet dem oberen Teil der Hinterwand an und erschien bei *Octopus* brüchiger als bei *Sepia* und *Loligo*. Der Nerv tritt nach Weber vom vorderen Zentralganglion an der Anheftungsstelle des Steins in das häutige Vestibulum ein.

In neuester Zeit hat Hamlyn-Harris (169) die Statocysten der Cephalopoden der genauen anatomischen Untersuchung unterworfen und V. Bauer (28) die wichtigsten Daten zusammengefaßt. Auf Grund dieser beiden Arbeiten sei die folgende Beschreibung gegeben: Die Statocysten liegen im Kopfknorpel an dessen Ventralseite eingesenkt. Am frischen Tiere sind sie an der weißlichen Färbung kenntlich. Bei den Decapoden füllen sie den Knorpelhohlraum ganz aus, während bei den Octopoden dazwischen ein perilymphatischer Raum eingeschaltet ist, der von Bindegewebssträngen mit Nerven und Blutgefäßen durchsetzt wird. Zwischen zapfenartigen Vorsprüngen der Knorpelkapsel spannt sich bei den Decapoden die dreiseitige Crista statica (Hamlyn-Harris). Bei den Octopoden ist diese einfach. Der an der oralen Cystenwand befindlichen Macula statica princeps liegt der Statolith fest auf. Die kleineren Maculae (neglectae) anterior und posterior sind von kleinen Statokonien bedeckt, die durch eine Gallerte zu einem Haufen verbunden sind.

Der Statocystennerv entspringt aus dem mittleren Unterschlundganglion und teilt sich nach dem Durchtritt durch die Cystenwand in zwei Hauptäste, die zur Macula princeps und zur Crista ziehen.

Das einschichtige Epithel der Statocyste geht an den Maculis in ein Sinnesepithel über, das hier gleichmäßig mit Stützzellen durchsetzt ist. Auf der Eintrittsstelle des Nervus staticus fehlen die Sinneszellen. Die Stützzellen sind zu einem Maschennetz miteinander verbunden. Die großen Sinneszellen laufen in eine Nervenfaser aus und tragen auf der Oberfläche Cilien. Bei *Octopus* ließen sich unter dem Sinnesepithel Ganglienzellen nachweisen.

Der Statolith besteht ebenso wie die Statokonien aus organischer Grundsubstanz mit eingelagerten Kristallen aus kohlensaurem Kalk und ist an der Macula befestigt durch eine Anhäufung der organischen Grundsubstanz; hier treten die Wimperbüschel jeder Sinneszelle in ein Loch ein.

Die Crista ist mit Sinneszellen von zweierlei Größe besetzt. Der in der Nähe der Hauptmacula entspringende und blind endigende Köllikersche Gang ist mit Flimmerepithel ausgekleidet.

Ueber die Statocysten der Cephalopoden haben weiter auch Owsiannikow und Kowalewsky (307) gearbeitet.

c) Die physiologischen Funktionen der Statocysten bei den Cephalopoden

hat zuerst Delage (104, 105) bei seinen grundlegenden Untersuchungen „Sur une fonction nouvelle des otocystes“ erkannt.

α) Bewegungsstörungen nach Entfernung der Statocysten.

Delage fand, daß *Octopus* zwar nach Blendung noch geradlinig vorwärtszuschwimmen vermag, daß aber nach Entfernung der Statocysten eine lokomotorische Desorientierung als Ausfallserscheinung eintritt. Das statocystenlose Tier ist nicht mehr imstande, geradlinig zu schwimmen, es dreht sich vielmehr um seine Achsen, kommt häufig mit der Bauchfläche nach oben oder seitwärts zu liegen und schwimmt weite Strecken auf dem Rücken oder auf der Seite. Auch beim Klettern fehlt ihm das „Lagebewußtsein", und erst bei Berührung des Bodens findet es sein Gleichgewicht wieder.

Diese Beobachtungen fanden später ihre Bestätigung in Versuchen, die v. Uexküll (411) in Neapel an *Eledone moschata* ausführte. Dieses Tier zeigt nach Entfernung eines Otolithen beim Schwimmen eine rotierende Bewegung um die Längsachse und bleibt auch oft in einer charakteristischen Stellung stehen, mit der Mantelspitze nach oben und dem Kopf nach oben, wobei die Arme einen regelmäßigen Quirl bilden. Auch hier erwies sich die Funktion der Statocyste als Orientierungsorgan.

Auch über die Fesselung von *Eledone* und die Operation der Otocysten finden sich bei v. Uexküll Angaben. Die Otolithen lassen sich hiernach leichter entfernen, wenn vorher die Augen entfernt werden. Anderenfalls gibt es leicht tödliche Blutungen. Nach Muskens (301) jedoch kann die Eröffnung der Statocyste und die Wegschwemmung des Otolithen fast ohne jeden Blutverlust ausgeführt werden. A. Fröhlich (143) fesselte in Neapel seine Versuchstiere, *Eledone moschata*, *E. Aldrovandi*, *Octopus macropus*, in gleicher Weise wie v. Uexküll und holte einen Statolithen aus der eröffneten Kapsel mit der Pinzette hervor. Zur Entfernung des anderen Statolithen genügt es dann, die knorpelige Scheidewand zwischen den beiden Statocysten zu durchstoßen und den Statolithen durch diese Oeffnung zu extrahieren (s. auch Bethe, 48). Weitere technische Angaben finden sich bei Fröhlich und Bauer.

β) Statocysten und kompensatorische Augenbewegungen.

Wichtige Aufschlüsse über die Abhängigkeit der auch bei den Cephalopoden vorhandenen kompensatorischen Augenbewegungen von der Intaktheit der Otocysten verdanken wir Muskens (301), dem es in Neapel gelang, an *Eledone* nachzuweisen, daß die reflektorischen Augenbewegungen, durch welche die biskuitförmigen Pupillen bei aktiven oder passiven Bewegungen des Kopfes in jeder Stellung desselben ihre horizontale Lage beibehalten, ausbleiben, sobald der gleichseitige Statolithenapparat außer Funktion gesetzt ist. An vielen einseitig des Statolithen beraubten Tieren fiel es auf, daß das Auge der operierten Seite ständig geschlossen gehalten wurde. Die freie Beweglichkeit der Augen schien im übrigen durch die Statolithenexstirpation keine Einbuße zu erfahren. Der Verlust des Orientierungsvermögens ließ sich besonders durch Versuche mit einer Drehwanne nachweisen.

γ) Statocysten und Muskeltonus.

Bald danach untersuchte A. Fröhlich (143) am gleichen Material und Ort die verschiedenartigen Ausfallserscheinungen nach der Zerstörung der Statocysten. Bezüglich der Lokomotionsstörungen beim Schwimmen ergab sich dabei, daß die Richtung der Rollbewegungen einer operierten *Eledone* unabhängig davon ist, ob man die linke oder die rechte oder beide Statocysten verletzt hat. Diese im Gegensatze zu analogen Erscheinungen bei anderen Tiergattungen auffallende Unregelmäßigkeit erklärt sich nach A. Fröhlich jedoch durch die jeweiligen Deviationen des Trichters beim Schwimmen nach der Störung des Muskelkoordination. In gleicher Weise sind auch die Manegebewegungen wie auch das Ueberpurzeln und Kreisen durch veränderte Muskelspannungen zu erklären, die aus dem Fehlen der Statocysten resultieren. Schon aus Muskens Arbeit geht hervor, daß die der Statocysten beraubten Tiere eine schlaffe Muskulatur aufweisen und sich wenig zu Bewegungen geneigt zeigen. Fröhlich konnte für diese muskeltonische Funktion der Statocysten noch die stark verminderte Kraft und Ausdauer beim Ansaugen als weiteres Merkmal beibringen. Ferner ergab auch die graphische Registrierung der Dehnbarkeit der Muskulatur bei Belastung eine beträchtliche Herabsetzung des Muskeltonus. Während sich die motorische Kraft als deutlich herabgesetzt erwies, trat in vielen Fällen eine außerordentliche Steigerung der Reflexe hervor, die sich auf die Retraktion der Arme, das Ausstoßen des Wassers, den Augenschluß bei Berührung der Cornea bzw. Conjunctiva und andere Bewegungen beziehen. Auch diese Beobachtungen ließen sich durch Registrierung von Armreflexzuckungen bei mechanischer Reizung noch erhärten.

Bei der Haltung der statocystenlosen *Eledone* erschien die spiralige Einrollung der Arme als charakteristisch, auch trat gelegentlich die bereits von v. Uexküll beobachtete Turmstellung mit der Mantelspitze noch oben auf.

Bemerkenswerte Veränderungen konnte A. Fröhlich auch bezüglich der von ihm graphisch registrierten Atembewegungen bei statocystenlosen *Eledones* feststellen. Sie bestanden in Abnahme der Frequenz und Verlängerung der Pausen zwischen Exspirium und nächstfolgendem Inspirium und schienen auch auf die motorische Schwäche zurückzuführen zu sein.

VI. Crustaceen.

1. Die vermeintlichen Gehörorgane und Schallreaktionen der Krebse.

Mit ganz besonderem Nachdrucke wurden seinerzeit gewisse statische Sinnesorgane der Dekapoden von Hensen (177, 182) für die vermeintlichen Gehörsfunktionen in Anspruch genommen.

Nachdem die zuerst, wie Hensen in seiner ausführlichen Arbeit über die Gehörorgane der Dekapoden berichtet, von Minasis (291) beschriebenen Trommelfellorgane oder Hörzylinder gewisser Krebse (Einsiedlerkrebs) von Neuwylen, Haeckel und Leydig zu den vegetativen Organen verwiesen waren, wurden die Lithocysten von Rosenthal (358) als offene Höhlen mit darangelagerter Nerven-

verbreitung entdeckt und von TREVIRANUS (408) auch der Sand darin gefunden. Bei pelagischen Krebsen beschrieb zuerst SOULEYET (386) die steinhaltigen Bläschen.

Eine eingehende Darstellung dieser Organe von *Astacus, Pagurus* und *Palinurus* gab dann FARRE (132), der sie als Gehörorgane deutete. Die Haare sollten die Empfindung der Schwingungen der Flüssigkeit in dem Säckchen vermitteln, und die Sandkörner zur Verstärkung dieser Wirkung dienen. Gegen den Widerspruch von SIEBOLD u. a. wurde diese Auffassung durch HUXLEY (194) und LEUCKART (247) zur Anerkennung gebracht, bald darauf aber von LEYDIG (254) aus morphologischen Gründen wieder in Zweifel gezogen. LEUCKART teilte die Lithocysten der Krebse in geschlossene mit einem Stein und offene mit mehreren Steinchen, wie diese Organe an der Basis der ersten Antenne auch jetzt noch als Bläschen oder Grübchen unterschieden werden (HERTWIG, 186). Im allgemeinen sind die Bläschen der Makruren (z. B. *Palaemon, Astacus, Pagurus*) offen, während die geschlossenen Organe der Brachyuren (z. B. *Carcinus maenas*) keine Steinchen aufweisen.

Bei den periodischen Häutungen der Krebse wird auch die Chitinauskleidung der Lithocysten samt den Steinchen abgeworfen. Wie sich HENSEN (177, p. 329) bei *Palaemon* überzeugen konnte, finden sich indessen schon nach einigen Stunden wieder Sandpartikeln darin, die sich die Tiere selbst mit den Scheren hineinpraktizieren. Ebensogut wie Sandkörner werden aber auch Harnsäurekristalle und Eisenfeilspäne dazu verwendet.

Die Otolithen in geschlossenen Blasen unterscheiden sich von den von außen aufgenommenen durch ihren Bau und ihre Glätte.

Die Form und Bildung der Lithocysten ist bei den verschiedenen Gattungen und Arten sehr abweichend. Bei *Crangon* stellt das Bläschen in der Wurzel der inneren Antenne eine ziemlich geräumige, etwas tiefere als breite Einstülpung der äußeren Haut vor. Bei *Palaemon* ist es eine einfache runde, an der Unterfläche etwas eingebuckelte Blase mit einem Querspalt, der, von einer klappenförmigen Querleiste bedeckt, eine Kommunikation zwischen dem Innenraum und dem umgebenden Medium herstellt (LEUCKART, HENSEN). Aehnlich ist der Bau des Bläschens bei *Hippolyte*.

Bei *Astacus fluviatilis* (Flußkrebs) befinden sich die Lithocysten an den Basalgliedern der Antennulae (s. Fig. 12 u. 13). Auf deren oberen Fläche, der der Augenstiel aufliegt, führt, um HUXLEYS (195) klassischer Beschreibung zu folgen, eine enge ovale Oeffnung in die Cyste hinein. Der äußere Rand der Oeffnung ist mit einer flachen Bürste aus dichten Borsten besetzt, die durch ihre horizontale Lage einen vollkommenen Abschluß bilden. Von der unteren und hinteren Wand der aus einer Fortsetzung der chitinösen Haut gebildeten Blase springt eine in einer geschwungenen Linie verlaufende Leiste gegen das Innere vor (Fig. 14 A, *r*), die auf beiden Seiten mit einer Reihe zarter Härchen besetzt ist, den von den früheren Autoren sogenannten Hörhärchen (Fig. 14 B). Diese ragen in die Blasenflüssigkeit hinein und ihre Spitzen sind meist in eine gelatinöse Masse eingebettet, die Sandpartikel und andere Fremdkörperchen enthält.

An die Cyste tritt ein Nerv heran (Fig. 14 A, *nn'*) dessen Fasern an der Basis der Härchen eindringen und bis zu deren Spitzen ver-

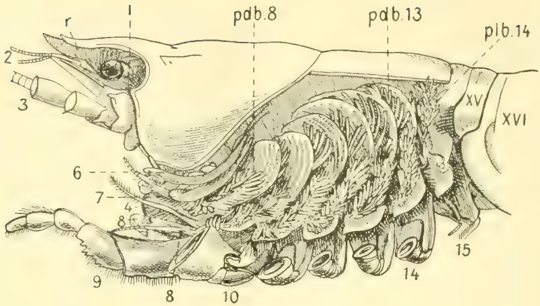


Fig. 12. *Astacus fluviatilis.* 2 Antennula. Nach Huxley.

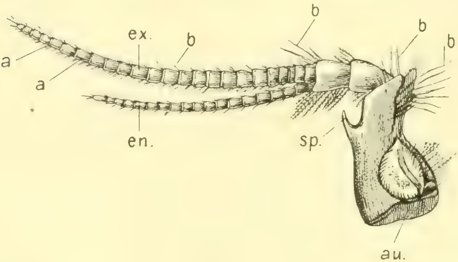


Fig. 13. *Astacus fluviatilis.* Rechte Antennula von innen. *au.* Lithocyste („Gehörbläschen"). Nach Huxley.

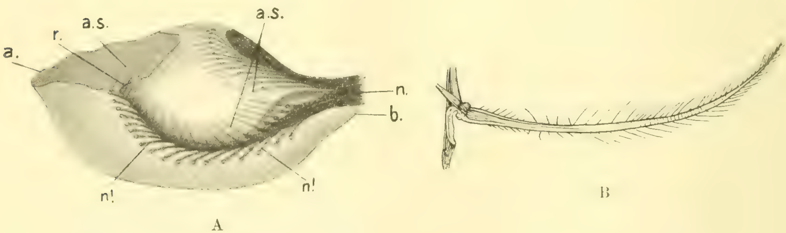


Fig. 14. *Astacus fluviatilis.* *A* Lithocyste, *B* „Hörhärchen". Nach Huxley.

folgt werden können, wo sie in eigentümlichen stabförmigen Gebilden endigen.

Bei *Carcinus maenas* als Typus des Brachyuren kommuniziert das Bläschen nicht mit dem umgebenden Medium, und Steinchen finden sich darin nur im Stadium der durchsichtigen Zoëa. Später finden sich nur Porenkanäle an der entsprechenden tiefsten Stelle der Cyste, und um diese herum gebogene Haare (Hensen).

Die chitinösen Borsten dieser statischen Sinnesorgane unterscheidet Hensen als freie Hörhaare in Hörsäcken, Hörhaare auf der freien

Körperoberfläche und Otolithenhaare als solche, die mit den Steinchen in Berührung treten.

Da nach HENSENS Hypothese in diesen Haaren „wohl das Geheimnis der Nervenerregung durch den Schall verborgen“ lag (182, p. 345) so widmete dieser Forscher den entsprechenden chitinösen Gebilden von *Astacus fluviatilis*, *Crangon vulgaris*, *Palaemon antennarius*, *Hippolyte* und *Mysis spinulosus* die eingehendsten anatomischen Untersuchungen, bei denen mit Rücksicht auf die zu beweisende Resonanzhypothese die Feststellung der Zahl und Länge die Hauptrolle spielte, wie ferner auch die Beziehung zu dem Sinnesnerven. An Spiritusexemplaren konnte HENSEN diese Studien noch bei zahlreichen anderen Krebsarten fortsetzen (177, p. 382).

Der Gipfelpunkt dieser seiner anatomischen wie auch der daran anschließenden physiologischen Studien lag für HENSEN in der Frage, wie bei den Krebsen die Tonempfindung geschehe. Dabei war für ihn, wie er selbst erwähnt, die Analogie mit der HELMHOLTZschen Resonanztheorie maßgebend: „Obgleich ich schon länger wußte, wie die Haare sich gegen Töne verhielten, gestehe ich doch gern, daß erst nach Kenntnisnahme der angezogenen Arbeit“ (HELMHOLTZ, Die Lehre von den Tonempfindungen) „mir klar wurde, daß jedes Haar auf einen bestimmten Ton abgestimmt sein müsse, indem nur die betreffenden Wellen immer so zur rechten Zeit an die schwingenden Teile des Haares anstoßen können, daß es zu den stärksten Schwingungen gebracht wird. Wovon es abhängen kann, daß ein Haar durch den, ein anderes durch jenen Ton zu Schwingungen gebracht wird, darüber kann leider nicht viel gesagt werden, jedoch sind die Hörhaare an Länge sowohl als auch an Dicke bedeutend voneinander verschieden“ (177, p. 397).

Die genaue Beobachtung der Hörhaare auf der Körperoberfläche, insbesondere am Schwanze von *Mysis*, ergab auch, daß dieselben bei Zuleitung starker Töne in Schwingung kamen. HENSEN fand, daß der Chordenansatz eines Haares bei gewissen Tönen undeutlich wurde und sich die Chorda nicht mehr scharf einstellen ließ, während bei einem anderen sogar das ganze Haar in seinem unteren Teile so stark erzitterte, daß nichts mehr deutlich wahrgenommen werden konnte. Ein anderes Haar blieb dagegen bei dem gleichen Tone völlig ruhig oder geriet nur in schwache, bei anderen Tönen aber wieder in stärkere Mitschwingung (177, p. 398).

Wenn wir diese freilich vor fast 50 Jahren veröffentlichten anatomisch-physiologischen Studien, die HENSEN selbst 16 Jahre später nur als erste Anfänge auf dem betretenen Wege bezeichnete (180, p. 109), vom heutigen Standpunkte aus betrachten, so bleibt nicht viel theoretisch Verwertbares übrig, und auch die Methodik der HENSENschen Versuche hält der Kritik nicht stand.

Zunächst haben wir gelernt, Fragen, wie: „Können die Krebse hören?“ „Können unsere Krebse Töne empfinden?“ (177, p. 393) in das Gebiet der Psychologie zu verweisen. Ferner enthalten aber die HENSENschen Arbeiten auch nicht einmal einen Beweis für eine Reaktionsfähigkeit der Krebse auf Schallreize.

HENSEN selbst betont die Schwierigkeit, einen reinen Schall hervorzurufen, den es ja auch — losgelöst von dem mechanischen Phänomen — physikalisch gar nicht gibt. Er sagt: „In der Regel wird bei der Uebertragung eines plötzlichen lauten Geräusches in das

Wasser des Gefäßes auch eine Erschütterung mitlaufen, die den Versuch unrein macht, doch habe ich allen Grund, letztere nicht für wirksam zu halten". Darin liegt nun freilich ein Kardinalfehler der Hensenschen Methodik, wie aus folgenden Beispielen hervorgeht, die die wichtigsten hierher gehörigen Versuche betreffen:

Hensen beschreibt den Springreflex auf Erschütterungen bei *Palaemon antennarius* folgendermaßen: „Wenn man jüngere Tiere frisch eingefangen in das Aquarium bringt, wird jeder Ton, der vom Fußboden oder von den Wandungen der Gefäße aus erzeugt wird, sie momentan zu einem lebhaften Satz über das Wasser hinaus bewegen, eine Erschütterung der Wände ohne Schall läßt sie dagegen ruhig. Läßt man ein Brettchen frei auf dem Wasser treiben und erzeugt durch Berührung desselben mit einem Stabe einen Ton, so erfolgt der Reflex, stößt man das Brett an, nachdem schon der Stab daran gelegt war, erregt also eine Erschütterung ohne Ton, so erfolgt kein Sprung". Es ist klar, daß hier die Erschütterung mit Ton von einer solchen ohne Ton allein nach der subjektiven menschlichen Empfindung des Experimentators unterschieden werden und daß die vom Fußboden oder von der Gefäßwandung aus erzeugten „Töne" in erster Linie Erschütterungen waren.

Die gleiche Verwechselung von Ton und Erschütterung führte zu dem Trugschluß: „Wenn eine im Aquarium völlig unsichtbare Bewegung meines Fußes am Boden das Gleiche bewirkt, so ist die Hörfähigkeit eigentlich wohl bewiesen" (177, p. 395). Und ebensowenig ist die mechanische von der akustischen Wirkung getrennt bei den Versuchen mit *Carcinus maenas*, in denen die nachts im Zimmer umherstreifenden Tiere in ihrem geräuschvollen Gange anhielten, wenn Hensen sie anrief. So konnte auch Beer (37) diese Versuche unter strengeren Kautelen nicht bestätigen.

Von den ca. 300 freien Haaren im steinlosen Bläschen von *Carcinus* wird gesagt, daß sie „wie die Sache einmal liegt, zu nichts anderem als zum Hören dienen können" (p. 360), und das gleiche wird für eine Reihe von freien Haaren in der Lithocyste des Hummers als nicht zweifelhaft bezeichnet; sie „würden natürlich auch den Schall perzipieren können, wenn sie auf der Körperoberfläche säßen" (p. 363).

Ein Hauptverdienst der Hensenschen Arbeit war es zweifellos, daß sie das Interesse auf den Gegenstand lenkte. Daß sie scharfen Widerspruch erfahren würde, konnte nicht ausbleiben, zumal bei der Wandlung der Auffassung von den „Otocysten", wie sie durch die Untersuchungen von Delage (104, 105) angebahnt wurde.

Fast gleichzeitig mit der Veröffentlichung der bedeutenden Entdeckungen des französischen Forschers wies Engelmann (119) darauf hin, daß durch Hensens Versuche ein eigentliches Hören der Krebse nicht streng bewiesen sei, daß ferner ein derart roh und wechselnd aufgebauter Steinhaufen für die Umsetzung der Schallwellen in etwas unseren Gehörempfindungen entsprechendes nicht besonders geeignet sein könne. Hensen selbst hatte bereits betont, daß die Beschaffenheit, ja selbst das Vorhandensein der Steine offenbar gleichgültig für das Hören sein müsse.

Eine eingehendere Kritik erfuhr die Arbeit Hensens durch Beer (37, 38, 39), der mit den positiven Angaben über das Hörvermögen der Krebse aufzuräumen suchte, wie sie bereits von den ältesten Forschern gemacht worden waren. So berichtete Aelian (3), daß die

Paguren von den Fischern mit Hülfe von Musik angelockt würden (s. auch Haller, 168). Später erzählt der gelehrte Dominikaner Minasi (291), daß die Einsiedlerkrebse das Glockenläuten zu hören vermöchten, und auch Farre (132) schließt sich der verbreiteten Ansicht an, daß die Krebse schallempfindlich seien, ebenso Garbini, Milne Edwards, Jourdan, Regnard wie auch Bethe (*Mysis*, *Astacus*).

Beer (38) gebrauchte bei seinen Versuchen gegenüber Hensen die Vorsicht, seine Krebse in einem so gut wie erschütterungsfrei aufgestellten Bassin unterzubringen, das sich auf einem an 4 Schnüren von der Decke herabhängenden und 5 cm hoch mit Sägespänen bedeckten Brette befand.

Bei Schallerzeugung in der Luft mittelst der verschiedensten Instrumente (Radfahrtrompete, Torpedopfeife, Violine, Glasglocken, Eisenstäbe, Flügelhorn, Porzellanschalen, wie eigens konstruierten „Knipsern“ aus Messingkapseln und Stahlblech, mit denen man knackende Geräusche hervorbringen kann) erfolgte bei keiner der zahlreichen daraufhin beobachteten Crustaceenarten aus dem Neapler Golf, die Beer untersuchte, eine Reaktion. Höchstens beim Losschießen eines Revolvers unter dem Bassin, wobei durch die Erschütterung der Mörtel von der Wand abfiel, fuhren einige Mysiden (*Hemimysis lamornae*) zusammen. Auch die im Freien vom Seeufer aus beobachteten *Palaemonetes varians* reagierten nicht auf Schall aus Luft, während sie bei leiser Erschütterung des Bodens nahe dem Ufer in wirrem Springen flüchteten und bei den Aquariumsversuchen auch auf optische Eindrücke photoreflektorisch durch Hüpfen reagierten.

Bei Hammerschlägen gegen die Tischplatte oder bei Klopfen auf ein schwimmendes Brettchen zeigten sich bei *Palaemonetes* wie auch *Palaemon* Reaktionen, die in Bewegungen der Antennenfäden oder in Sprüngen bestanden, und die wie in Hensens Versuchen bei Widerholung ausblieben.

Wie bereits Hensen gezeigt hatte, ließ sich nach Strychnisieren der Tiere schon bei ganz leisem Anschlagen an das Brettchen oder an eine unter Wasser befindliche Glocke der Reflexsprung auslösen.

Weitere Versuche, in denen auch die Möglichkeit mit der eingetauchten Hand unter Wasser die den Schall begleitenden Wellen zu fühlen, geprüft wurde, ergab, daß die Tiere nur in ziemlicher Nähe des schallerregenden Körpers oder in der Nähe einer ihm gegenüberliegenden Wand reagierten. Diese Entfernung von der Schallquelle erwies sich ungefähr gleich, oft sogar geringer als diejenige, bei der auch ein Mensch mit der eingetauchten Hand die Vibration wahrnehmen konnte.

Auch nach diesen besonderen Versuchen von Beer sind die Reaktionen der Krebse auf Schall also als Tangoreflexe durch die mechanische Erschütterung bedingt.

2. Die physiologischen Funktionen der Statocysten bei Krebsen.

a) Versuche von Delage u. a.

Während weiter nach Hensens Beobachtungen die Mysiden auch nach Entfernung der die Lithocysten tragenden Schwanzanhänge

(s. Fig. 15) noch auf „Geräusche“ reagierten, konnte Beer an den Mittelmeermysiden bei seiner Methodik nach diesem Eingriff niemals mehr eine solche Reaktion beobachten, wie auch gewisse optische und taktile Reflexe dann ausfielen. Beer ist geneigt, diesen Ausfall auf eine Reflexhemmung, zum Teil auch auf eine rein mechanische Behinderung zurückzuführen, während, wie wir sehen werden, nach Bauers (27) Versuchen offenbar der Ausfall des Aufnahmeorganes wie auch des Einflusses der Statocysten auf den Tonus der Schwanzmuskulatur die Hauptrolle spielen.

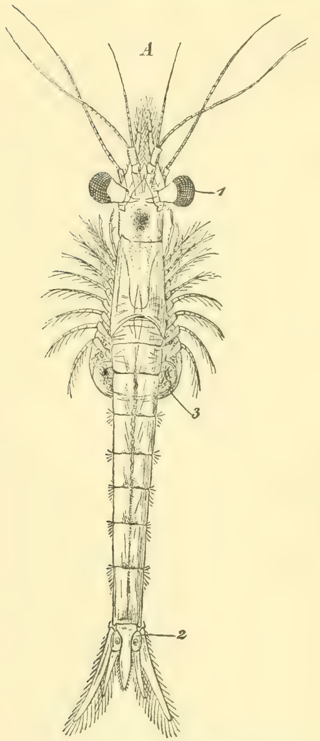


Fig. 15. *Leptomysis gracilis.* 2 Schwanzanhang mit Statocyste. Nach Sars aus Hesse.

Hierfür spricht auch die von Beer beobachtete Tatsache, daß *Palaemon* und *Palaemonetes*, welche ihre Statocysten nicht an den Schwanzanhängen, sondern an den Antennen tragen, nach Zerstörung dieser Organe und nach Strychnisierung wie normale Tiere auf Erschütterungsreize reagierten.

Gegenüber den Beerschen Ausführungen suchte Hensen (182) 36 Jahre nach seiner Dekapodenarbeit noch einmal seinen Standpunkt zu vertreten und die Statocystenhypothese im allgemeinen zu widerlegen.

Mittlerweile waren aber weitere Forschungsergebnisse zur Stütze der zuerst von Breuer ausgesprochenen Vermutung gewonnen, daß die grobe Perzeption des Otolithenstoßes und damit die Bewegung des Körpers auch bei den niederen Wassertieren die erste Leistung der Lithocystenorgane sei.

Zunächst hatte Delage seine grundlegenden Versuche über die statische Funktion auch auf einige Crustaceen ausgedehnt, bei denen sich denn auch ein Einfluß der Statocysten auf die Bewegungen nachweisen ließ. Nach seinen Versuchen führt *Palaemon* nach alleiniger Entfernung der Augen und der äußeren Antennen noch ganz korrekte, wenn auch verlangsamte Bewegungen aus. Durch die Entfernung der Sinnesbläschen mit der Nadel oder mittelst Abtragung der inneren Antennen zeigten sich die Tiere dagegen völlig desorientiert, schwammen bald auf dem Rücken, bald auf der Seite, bald in Windungen, nur konnten sie sich nicht mehr in gerader Richtung und in normaler Lage bewegen. Ebenso traten bei *Gebia* nach Ausschaltung der Otocysten unregelmäßige Drehungen beim Schwimmen ein.

Auch bei Brachyuren studierte DELAGE die Folgen der Entfernung der Otocysten. *Corystes* verlor seine Gleichgewichtserhaltung, *Polybius* konnte danach nicht mehr ohne Drehbewegungen schwimmen und nur mit Mühe aus der Rückenlage umdrehen, *Carcinus* erwies sich wegen der beständigen Berührung mit dem Boden als ungeeignet für derartige Versuche.

Die gleichen Ergebnisse wie DELAGE erhielt STEINER (394) bei *Palaemon*, will jedoch schon nach einigen Stunden wieder normale Fortbewegungen beobachtet haben. Bei *Gebia* gelang es ihm nicht, dieselben Ausfallserscheinungen zu beobachten, und auch bei *Carcinus maenas*, *Palinurus vulgaris*, *Scyllarus arctus* und *Squilla mantis* gelang es ihm nicht, andere als sehr geringe Anomalien nach Blendung und Zerstörung der Otocysten zu entdecken.

b) KREIDLs Versuche über die Statolithenfunktion.

In klassischer Weise wurde die Richtigkeit der Statocystenhypothese und die Auslösung von Lagekorrekturen durch Bewegungen der Statolithen für die Krebse aber erst dargetan durch die schönen Versuche von KREIDL (221), der in Neapel die glückliche Idee EXNERS zur Ausführung brachte, Krebsen Eisenspäne als Statolithen beizubringen und dann mittels eines Magneten Bewegungen derselben hervorzurufen, um zu beobachten, ob das Tier die von der Hypothese geforderten Reaktionen ausführte. KREIDL gelang es nach Ueberwindung einiger Schwierigkeiten zunächst, frisch gehäutete *Palaemon xiphias* und *squilla* zu veranlassen, sich feinsten Eisenstaub in das leere Antennenbläschen (Fig. 16) einzuführen. Er brachte hierzu die in Einzelkammern möglichst sorgfältig gereinigter Bassins befindlichen Tiere kurz nach der abends erfolgenden Häutung in eine weite Glasschale mit Seewasser, dem er feingepulvertes Ferrum oxyd. hydrog. reduct. zusetzte Unter Zurücklassung der größeren Körnchen ergriffen die Krebse die feineren Partikel des Eisenstaubes mit den Scheren und brachten sie gewöhnlich unter Kreuzung der Scheren in die gegenseitigen Bläschen.

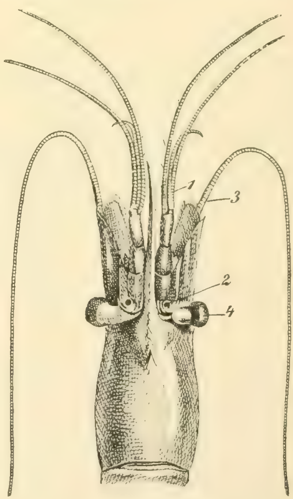


Fig. 16. *Palaemon* (Garnele). *1* vordere Antennen, *2* die in deren Basalgliede gelegenen Statocysten. Nach KREIDL aus HESSE.

Nachdem er sich durch mikroskopische und chemische Prüfung davon überzeugt hatte, daß die Tiere jetzt wirklich eine aus Eisen bestehende „Otolithenmasse“ besaßen, in die die einzelnen Härchen wie sonst eintraten, konstruierte sich KREIDL einen Elektromagneten, mit Hilfe dessen es möglich war, ein Tier mit eisernen Lithoconien festzuhalten und sogar aus dem Wasser herauszuheben, wenn er ganz an die Cyste herangeführt wurde. Die mit diesem Magneten ange-

stellten Versuche lieferten nun den schlagendsten **Beweis dafür, daß die passiven Bewegungen der Statolithen zur Auslösung der Lagekorrektionen von dem Sinnesorgane aus führen.** Wenn der Magnetpol einer Statocyste von seitlich und oben genähert wird, so bleibt das Tier, solange kein Strom durch den Elektromagneten geht, vollkommen ruhig. Sobald aber der Strom geschlossen wird, dreht sich das Tier vom Magneten weg, so daß die Medianebene seines Körpers geneigt ist, und zwar entfernt sich dieselbe umso stärker vom Magneten, je näher man an das Tier herankommt. Die Bewegung ist demnach der physikalischen Anziehung entgegengesetzt und durch die funktionelle Reaktion des Tieres auf den Reiz der Statolithenverschiebung bedingt.

Kreidl konnte im einzelnen durch physikalische Ueberlegung nachweisen, daß die Tiere ihre Stellung stets nach den Druckkomponenten regulierten. Befand sich der Magnetpol beispielsweise unten und links seitlich (Fig. 17) und übte er die entsprechende Anziehung aus, so bekam das Tier gewissermaßen die Empfindung einer Schiefstellung, in der die Druckkomponente gleich ist der Summe der beiden Druckkomponenten von Schwerkraft (S) und magnetischer Anziehung (M), es suchte sich demgemäß in seine normale Lage zu begeben und neigt sich nach der entgegengesetzten Seite.

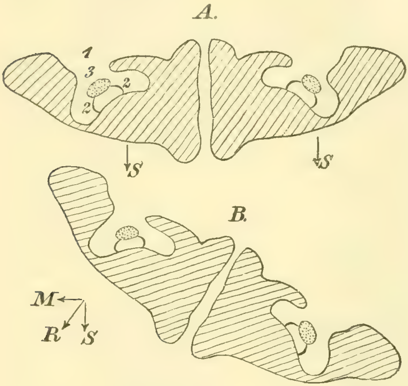


Fig. 17. Schematischer Schnitt durch die Basalglieder der vorderen Antennen von *Palaemon*, s. Text. Nach Kreidel aus Hesse.

Diese vielleicht elegantesten und theoretisch wertvollsten Versuche über die Statolithenwirkung bei Wirbellosen von Kreidl hat später Prentiss (327) mit gleichem Erfolge an Krebsen wiederholt.

Um auch die Bewegungen vollkommen statolithenloser Krebse zu studieren, suchte Kreidl ganz frisch gehäutete Tiere zu verwenden. Obgleich solche in einer Glasschale mit filtriertem Meerwasser gehalten wurden, hatten sie sich doch nach mehreren Tagen bereits eine braune Masse, vermutlich eigenen Kot, in die Antennenbläschen eingeführt. Daher mußten diese durch Ausstechen mit einer Nadel operativ völlig entfernt werden. Die Augen wurden zur Kontrolle durch einen Ueberzug von Asphaltlack in schonender Weise ausgeschaltet. Waren nun die Tiere (*Palaemon*) bloß geblendet, so waren sie zwar ziemlich unbeholfen, hielten sich aber doch stets auf den Füßen in normaler Lage. Waren sie dagegen auch entstatet — um diesen von Beer eingeführten, mehr zweckmäßigen als schönen Ausdruck zu gebrauchen — so zeigten sie wie in Delages Versuchen eine völlige **Desorientierung**, überkugelten sich, drehten sich um ihre Längsachse und bewegten sich auch in abnormer Lage fort.

c) Weitere Versuche über Ausfallserscheinungen nach Entfernung der Statocysten bei Krebsen.

Bei *Astacus fluviatilis* wurden zur gleichen Zeit mit Kreidls Arbeit unter Loebs Aegide von Martha Bunting (78) Versuche über die Bedeutung der Statolithenorgane angestellt. Die während der Operation chloroformierten Krebse blieben nach beiderseitiger Entfernung der Statolithenorgane durch Abschneiden der Antennen fast regelmäßig längere Zeit auf dem Rücken liegen, und suchten ihre Füße mit festen Körpern in Kontakt zu bringen. Die Versuche wurden an jungen Tieren angestellt, bei denen auch die die Stabilität erhöhenden Scheren entfernt waren. Beim Schwimmen der Krebse zeigte sich auch hier stets die Desorientierung, indem die Tiere bald auf die Seite, bald auf den Rücken fielen und auch längere Strecken in Rückenlage schwammen ohne einen Versuch der Lagekorrektion zu machen.

Auch Bethe (44) beobachtete bei *Astacus fluviatilis* Gleichgewichtsstörungen nach Zerstörung der Statocysten. Der Gang der Tiere war schwankend, und sie vermochten nicht durch Schwanzschläge umzudrehen.

Nicht unwesentlich trugen weiter die wohlgelungenen in Neapel ausgeführten Untersuchungen von Beer (39) am *Penaeus* zur Klärung der Tatsachen bezüglich der Sinnesfunktion der Statocysten bei, da bei diesem eleganten Schwimmer auch ohne Blendung die Bewegungsstörungen nach der Zerstörung der Statocysten in auffälligster Weise hervortraten. Die beiderseitige Operation, die im Auskratzen des Sandes aus der Statocyste mittels einer Staarnadel bestand, ließ sich hier ohne optische Hilfsmittel unter Wasser schnell und leicht vollziehen. Die Tiere schienen danach wie verwandelt, fielen auf die Seite oder auf den Rücken, schwammen auch streckenweise in einer dieser Lagen oder rollten und purzelten beim Schwimmen um ihre Körperachsen. Nur beim Kriechen am Boden merkte man ihnen kaum eine Störung an.

Auch hier also ergab es sich, daß offenbar die Statocyste dasjenige Sinnesorgan darstellt, von dem aus reflektorisch Bewegungen ausgelöst werden, die zur Erhaltung eines labilen Gleichgewichts und dazu dienen, unter gewöhnlichen und auch schwierigen Verhältnissen — bei plötzlichen Stößen und Strömungen — die Unterseite des Körpers immer wieder dem Erdmittelpunkte zuzukehren.

Diese von Beer gewonnenen Ergebnisse am *Penaeus membranaceus* erfuhren bald darauf eine Bestätigung und Erweiterung durch die am gleichen Orte und Material ausgeführten Untersuchungen von A. Fröhlich (144), der zunächst auch nach einseitiger Statocystenläsion ein regelmäßiges und typisches Verhalten dauernd beobachten konnte. Wenn man die Tiere nämlich während der Schwimmbewegung mit einem Glasstabe in die Rückenlage bringt, so tritt bei den Versuchen des Tieres, die normale Bauchlage wiederzugewinnen, eine typische Drehung um die Längsachse des Körpers ein, und zwar erfolgt diese Rollung, wenn man die Richtung der Rotation vom Kopfende des Tieres aus beurteilt, bei Läsion der rechten Statocyste im Sinne des Uhrzeigers, bei der der linken in entgegengesetzter Richtung.

d) Versuche an Brachyuren mit statolithenlosen Statocysten.

Die gleichen wie die von Bunting beschriebenen Ausfallserscheinungen hat Clark (83, 84) bei seinen Versuchen an den statolithenlosen Brachyuren bei *Platyonychus ocellatus* beobachtet, einem lebhaften Schwimmer, der nach Entfernung der beiden die Statocysten tragenden Antennen die Neigung zeigte, auf den Rücken herumzurollen und in dieser Lage in unregelmäßigen Bahnen zu schwimmen. Wenn die Operation nur einseitig vorgenommen worden war, so trat nur in einigen Fällen die Neigung hervor, auf den Rücken zu rollen. Bei einem Landkrebse, *Gelasimus pugilator* sah Clark als Folge der Statocystenentfernung beim schnellen Seitwärtslaufen ein häufiges Umfallen auf den Rücken eintreten. Auch bewegten sich solche Tiere langsamer und mit ausgebreiteten Füßen, so daß der Körper dem Boden genähert war. Einige Tiere zeigten auch die Neigung, auf dem Land wie im Wasser in kleinen Kreisen zu kriechen oder zu schwimmen. Diese Störungen ließen sich 3 Wochen lang dauernd beobachten.

Eingehende Untersuchungen über die Folgen der Entfernung einer oder der beiden Statocysten der Brachyuren sind weiter von Bethe (46) bei seinen Studien über das Nervensystem von *Carcinus maenas* angestellt worden.

α) Veränderungen des Ganges.

Nach Fortnahme der beiden Organe zeigte der eigenartige Seitengang der Tiere wesentliche Veränderungen und die auffallende Erscheinung, daß die Korrelation der Schrittzahl beider Seiten geschwunden war, und zwar erwies sich die Zahl der Schritte auf der nachfolgenden Seite vermehrt. Bei einseitiger Operation zeigte der Gang normalen Charakter beim Gange nach der gesunden Seite hin, während beim Gange nach der operierten Seite die Beine der gekreuzten Seite eine Vermehrung der Schritte aufwiesen. Die Beine der vorangehenden Seite führen danach ihre Gangbewegungen unabhängig von den Statocysten aus, zur Korrelation der Beine der nachfolgenden mit denen der vorangehenden Seite ist aber die Statocyste der vorangehenden Seite notwendig.

β) Statocysten und Muskeltonus.

Die Muskelkraft der Extremitäten erwies sich nach Versuchen mit einem kleinen Dynamometer nach Herausnahme einer Statocyste auf der gleichen Seite herabgesetzt.

Eine weitere bemerkenswerte Funktion der Statocysten ließ sich bei *Carcinus* erweisen, die die besonders im Hinblick auf ähnliche Verhältnisse bei den höheren Wirbeltieren interessanten Beziehungen zwischen

γ) Statocysten und kompensatorischen Augenbewegungen

betreffen, wie sie bereits von Clark aufgefunden waren. Die bei Verlagerung des Körpers gegen die Horizontale bei *Carcinus* (wie bei den übrigen Dekapoden) auftretenden kompensatorischen Augen-

bewegungen zeigten sich nämlich nach einseitiger Entfernung der Statocyste gestört, nach beiderseitiger völlig aufgehoben.

e) Die Tonusfunktion der Statocysten.

In Anlehnung an die EWALDsche Theorie vom Labyrinthtonus suchte A. FRÖHLICH die Ursache der typischen Rollungen bei *Penaeus* in einer Schwächung der Muskulatur auf der der Statocystenläsion entgegengesetzten Seite zu finden und mit der überwiegenden Tätigkeit der kontralateralen Ruderfüße zu erklären. Für diese Annahme sprach die Beobachtung, daß vollkommen gleichartige Rollungen auch eintraten, wenn die Ruderfüße der einen Seite an ihrer Beteiligung beim Schwimmen durch Zusammenbinden oder auch durch Nervendurchschneidung verhindert wurden.

Wie bei *Eledone* und *Hippocampus* konnte FRÖHLICH weiter auch bei *Penaeus* eine Steigerung der Reflextätigkeit nach Statocystenläsion nachweisen, wozu er sich eines eigens konstruierten Apparates zur vergleichenden Messung der Ausgiebigkeit des Schwanzschlagreflexes vor und nach der Operation bediente. Der Schwanzschlagreflex wurde dabei durch unipolare Reizung der Augen, der Statocysten, der Mundöffnung oder der ventralen Seite der Schwanzmuskulatur künstlich hervorgerufen.

In einer weiteren Reihe von Experimenten untersuchte A. FRÖHLICH näher den Einfluß der Statocysten auf den Muskeltonus seiner Krebse (*Penaeus*), bei denen nach der Statocystenoperation schon eine gewisse Mattigkeit der Bewegungen auf eine Herabsetzung des Tonus hinwies. Mittels einer eigenen Versuchsanordnung bestimmte FRÖHLICH, um wieviel ein Gewicht den Schwanz des *Penaeus*, der normalerweise in einem ventralwärts offenen Winkel zum Rumpfe gehalten wird, vor und nach der Statocystenzerstörung zu strecken vermochte. Die aufgenommenen Kurven zeigten denn auch, daß nach der Entziehung des Statocysteneinflusses die Streckung durch die Hebelbelastung größer wurde, und daß ferner nach Aufhebung der Belastung die Kurve nicht wieder das ursprüngliche Niveau erreichte.

Nach diesen Versuchen wird offenbar hier wie bei *Carcinus* (BETHE, s. oben) der Tonus der Bewegungsmuskulatur (insbesondere der Schwanzmuskulatur der Krebse) im Sinne von EWALD permanent reflektorisch von den Statocysten aus durch beständig von diesen Organen dem Zentralnervensysteme zufließende Erregungen beeinflußt, nach deren Wegfall die Hypotonie in die Erscheinung tritt.

Im Anschluß an die zuletzt beschriebenen Versuche mögen hier die

Untersuchungen an Mysiden

im Zusammenhange Besprechung finden, da besonders die von BAUER (27) gewonnenen Ergebnisse bezüglich dieser zu den Schizopoden gehörigen und im vorhergehenden bereits bei dem Rückblick über die HENSENschen Arbeiten erwähnten Krebse eine Tonusfunktion der Statocysten erwiesen.

Eine charakteristische Reizbeantwortung der Mysiden wie auch der Garnelen besteht in dem Springreflex, einem kräftigen Ventralschlagen des Abdomens durch Kontraktion der ventralen Flexoren,

wodurch das Tier in die Höhe geschnellt wird (Bauer, 27). Diesen Reflex führten die Mysiden in Hensens (177) Versuchen auch auf die vermeintlichen akustischen Erregungen hin aus, während Beer (38) sie richtig als Erschütterungsreflex auffaßt. Schon Hensens Beschreibung, wie der Sprungreflex eintrat, wenn die Tiere von einem Fische (*Gobius*) verfolgt wurden, und wie sie ihrem Verfolger entgehen durch den Sprung, der sie um das 20-fache ihrer Körperlänge vorwärtsschnellte, legt den Gedanken nahe, daß es sich hierbei um eine durch Erschütterungen des umgebenden Mediums und nicht durch Töne ausgelöste Reflexbewegung handelt, die nach ihrer biologischen Bedeutung als Schutzreflex das Tier seinen Feinden entzieht.

Auch Bauer (27) sieht die ökologische Bedeutung des Springens der Mysiden in der großen, durch den Statocystenapparat vermittelten, Empfindlichkeit der Tiere für die Erschütterungen des umgebenden Wassers. Sie springen, wenn man an die Glaswand ihres Behälters klopft, und auf wiederholtes Klopfen sammeln sie sich am Boden des Gefäßes an. Dasselbe tritt auch bei heftiger Bewegung des Wassers durch Umrühren mit einem Glasstabe ein, und unter normalen Lebensbedingungen draußen im Meere wird dieser Reflex nach Bauers Auffassung den zweckmäßigen Erfolg haben, die Tiere bei starker Windbewegung des Wassers aus den bewegten Schichten, wo sie Gefahr laufen, von den Wellen mitgerissen und an den Strand geworfen zu werden, in die schützende Tiefe zu treiben.

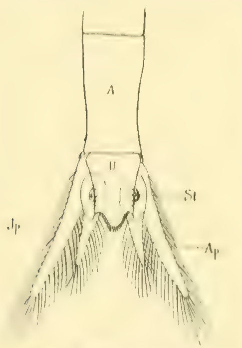


Fig. 18. *Macropsis Slabberi* (Myside). Letztes Abdominalsegment mit den Schwanzanhängen. *St* Statolith. Nach Bauer.

Als Aufnahmeorgane für die Erschütterungsreize erwiesen sich in Bestätigung früherer Beobachtungen von Beer (37) durch Bauers Untersuchungen die Statocysten, deren anatomisch-histologische Kenntnis wir vorwiegend Hensen (177, 180) und Bethe (45) verdanken.

Die von Leuckart und Frey (249) bei *Mysis* entdeckten Statocysten liegen in den beiden mittleren der vier paarigen, das

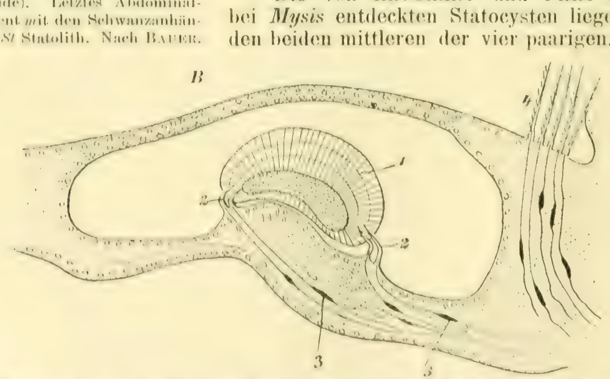


Fig. 19. *Leptomysis gracilis.* Statocyste. *1* Statolith, *2* Sinneshaare, *3* Sinneszellen. Nach Bethe aus Hesse.

horizontale Schwanzsteuer bildenden Blättchen (s. Fig. 18). In jede mit der Außenwelt durch eine feine Oeffnung kommunizierende Blase ragt ein rundliches Basalpolster hinein, das den Statolithen trägt (s. Fig. 19). Derselbe ist nach HENSEN rund oder oval, plankonvex oder konkavkonvex, schwankt nach Alter und Individuum an Durchmesser von 0,084—0,21 mm, zeigt radiäre und konzentrische Streifungen und Schichtung, manchmal auch eine gefelderte Unterfläche und besteht nach einer chemischen Analyse von 200 Steinen wahrscheinlich größtenteils aus Fluorcalcium.

Der Statolith ist mit dem Polster durch zwei Reihen von Haaren fest verbunden, die in einem fast Dreiviertelkreise angeordnet sind. Die hinteren fünf Haare sind besonders groß und in einer besonderen Gruppe vereinigt. Durch Sinneszellen, die sich an dem Basalpolter befinden, stehen die Haare mit dem letzten Abdominalganglion in Verbindung.

Die experimentelle Untersuchung der Funktion dieser Organe nahm bereits HENSEN in Angriff, indem er bei *Mysis spinulosus* die beiden mittleren Schwanzanhänge entfernte. Er fand, daß die Tiere auch nach dieser Beseitigung der „Hörorgane", wenn auch durch schwächere Bewegungen, auf Erschütterungen, („Geräusche") reagierten. Nach BAUER dagegen ist der normale Springreflex nach der operativen Ausschaltung der Statocysten in keiner Weise mehr hervorzurufen. Derselbe bleibt übrigens auch aus, wenn das Tier z. B. infolge von Blendung der Augen die anormale Rückenlage einnimmt, und zwar nach BAUERS Erklärung deshalb, weil der Statolith dann nicht mehr in normaler Weise auf den Sinneshaaren ruht, sondern an ihnen hängt.

Die Bedeutung der Statocysten für die natürliche Fortbewegung der Mysiden ergab sich zuerst aus DELAGES vergleichenden Otocystenstudien. Er fand, daß die Abtragung der die Statocysten tragenden inneren Schwanzanhänge stärker ausgesprochene Ausfallserscheinungen hervorruft als die alleinige Zerstörung der Organe mittels einer Nadel, und er konnte nach diesen Eingriffen, besonders nach vorheriger Blendung aufgeregtes Schwimmen mit allerlei rotierenden Bewegungen beobachten. Erst durch Ansetzen an Pflanzenteile fanden die Tiere vermöge der dabei eintretenden Orientierung durch den Tastsinn ihre Gleichgewichtslage wieder.

In BETHES (44) Versuchen machten die Mysiden nach Zerstörung der Statocysten keinen Gebrauch mehr von ihrem Schwanzsteuer, drehten sich einige Minuten lang um ihre Längsachse und ließen sich dann zu Boden fallen. Allmählich schwammen sie dann wieder umher, oft noch in Rückenlage. Dabei war eine Dorsalkrümmung des Abdomens als Zwangshaltung charakteristisch. Auch nach der Exstirpation nur eines Schwanzanhanges sah BETHE Störungen auftreten, nach denen die Statocyste der einen Seite nicht für die der anderen eintreten kann, wonach vielmehr die geordnete Körperbewegung und Gleichgewichtserhaltung auf der Korrelation beider Cysten beruht. Er nimmt an, daß bei ungleichmäßiger Erregung, wie sie bei schiefer Lage des Körpers eintritt, reflektorisch so lange balanziert wird, bis wieder die normale Lage erreicht ist.

Zu einer etwas anderen Auffassung gelangt BAUER (27), auf Grund seiner neueren Versuche über die reflektorische Regulierung der Schwimmbewegungen der Mysiden. BAUER weist darauf hin, daß

nach der eben erwähnten Annahme nach einseitiger Statocystenexstirpation ein ungleichmäßiges Schlagen der Füße auf beiden Körperhälften und dementsprechendes Rollen um die Längsachse eintreten müßten. Tatsächlich aber ist danach die langsame Drehung um die Längsachse, die sich mit der Vorwärtsbewegung zu einer Schraubenlinie kombiniert, allein durch die schiefe Lage des Schwanzsteuers infolge der auf der operierten Seite eingetretenen Dorsalkrümmung des Abdomens bedingt, während die Ruderfüße wie vorher rhythmisch und koordiniert schlagen. Auf den Bewegungsapparat der Ruderfüße sind nach Bauers Versuchen im Gegensatz zu A. Fröhlichs oben erwähnter Auffassung der gleichen Erscheinung bei *Penaeus* die Statocysten überhaupt ohne Einfluß, und die physiologische Bedeutung der Statocysten liegt bei den Mysiden allein in einer den Tonus der Muskulatur des als Horizontalsteuer wirkenden Abdomens regulierenden Funktion (Bauer). Die beiderseitige Entfernung des Statolithen hat, wie Bauers Versuche an *Macropsis Slabberi* (v. Ben.) ergaben, nur eine Dorsalkrümmung des Abdomens zur Folge, die durch eine abnorme Erschlaffung der ventralen Flexoren und das Ueberwiegen der Kontraktion der Antagonisten hervorgebracht wurde und zu einem fortwährenden rückwärts Ueberschlagen der Tiere führte.

Daß die Statocysten hier nur für die Horizontalsteuerung von Bedeutung sind, und nicht auch für die Orientierung von oben und unten, ging aus weiteren Versuchen hervor, in welchen nach Ausschaltung der Statocysten und Abschneiden des Abdomens mit dem Schwanzsteuer die Ruderfüße allein für die Einnahme der normalen Bauchlage wie auch für die Vertikalsteuerung genügten.

f) Untersuchungen an anderen Krebstieren.

α) Amphipoden.

Bei *Gammarus pulex* beschrieb Cole (89) eine bestimmte Reaktion auf Schallreize, die in einer schnellenden Bewegung des ersten Antennenpaares oder in einer raschen und kräftigen Beugung derselben bestand. Diese Reaktionen ließen sich indessen unter natürlichen Bedingungen überhaupt nicht beobachten, vielmehr nur, wenn das Versuchstier, wie es zur mikroskopischen Untersuchung des lebenden Tieres erforderlich ist, in einem Kompressorium soweit gedrückt wurde, daß es nur gerade noch seine Anhänge frei bewegen konnte, ohne sich jedoch von der Stelle rühren zu können.

β) Isopoden.

Für die im Schlamme lebende *Anthura gracilis* hat Thienemann (399) ein Paar Statocysten angegeben, die sich am hinteren Körperende am Telson befinden. Nach dessen Exstirpation ließen sich allerdings keine auffälligen Aenderungen der Bewegungen beobachten, so daß die Funktion dieser Organe noch in Frage steht, die übrigens einer nahe verwandten Art, *Paranthura*, fehlen.

Die annähernd kugeligen Bläschen kommunizieren durch einen Kanal mit dem umgebenden Medium. Sie besitzen einen epithelialen Belag und eine chitinöse Auskleidung; diese zeigt in jedem Bläschen drei feine Ausstülpungen, von deren Grunde sich je ein dünnes ge-

krümmtes Haar erhebt. Von diesen drei Haaren wird der kugelige, aus kohlensaurem Kalk bestehende Statolith federnd getragen. Eine Innervation dieser Organe konnte zunächst nicht aufgefunden werden.

γ) Bei Daphniden endlich spricht LEYDIG (255, 256, p. 310) von einem mutmaßlichen Gehörorgan, doch gründet sich diese Auffassung eines von ihm aufgefundenen und bei den Daphniden allgemein vorkommenden Nerven, der seitlich aus dem Gehirn entspringend in die Höhe steigt, um unter der Haut des Kopfes in einem Ganglion zu enden, auf rein morphologische und wenig stichhaltige Analogien.

VII. Insekten und Spinnen.

1. Gehörssinn.

a) Untersuchungen über Schallreaktionen und vermeintliche Gehörorgane.

α) Versuche von GRABER u. a.

Ursprünglich hat man, besonders auf Grund der Schallproduktionen mancher Insekten, eine Hörfähigkeit dieser Tiere angenommen (vgl. HALLER, 168, p. 292). Aus den Untersuchungen neuerer Entomologen wie LUBBOCK (265, 266), FOREL (138, 139) u. a. ließen sich jedoch nur wenige Anhaltspunkte für die Reaktionsfähigkeit der Insekten auf Schallreize gewinnen. Nur GRABER (156, 157) unter den bedeutenderen Insektenforschern glaubt eine solche zu beweisen, wenngleich er annimmt, daß „die Schallempfindungen der Kerfe wesentlich anderer Natur sind als bei uns — ja wahrscheinlich von einer Beschaffenheit, für deren Beurteilung wir gar keinen Maßstab haben, für welche uns geradezu der Sinn fehlt" (156, p. 289). Die Behandlung derartiger psychologischer Probleme dürfen wir hier wieder beiseite lassen, es soll uns allein die physiologische Frage nach den Reaktionen der Insekten auf Schallreize beschäftigen.

GRABER (157, p. 67) hat bei einigen in der Luft und im Wasser lebenden Insektenarten eine Reihe von Versuchen angestellt, deren Ergebnisse jedoch vom physiologisch methodischen Standpunkte aus nicht als einwandfrei bezeichnet werden können. Die Versuchstiere waren *Blatta germanica* L., *Coccinella, Carabus, Chrysopa*, *Musca domestica*, *Corixa, Asellus aquaticus*, *Laccophilus*, *Laccobius*, *Dytiscus marginalis*, *Nepa cinerea*.

Leider hat GRABER gerade diese Versuche nur sehr summarisch mitgeteilt und wichtige Angaben über die Berücksichtigung hier sehr in betracht kommender Fehlerquellen, wie z. B. über den Ausschluß der optischen Reize bei der Annäherung der verwendeten Musikinstrumente, gänzlich unterlassen. An die Möglichkeit der Täuschung durch rein mechanische Einwirkungen hat GRABER zwar gedacht, doch ist er hier in ähnliche methodische Fehler verfallen wie HENSEN bei seinen Versuchen an Krebsen. So benutzte er beispielsweise zur Schallreizung von *Corixa* Töne, die bei dem Reiben des Randes einer Glasglocke auf der Aquariumswand entstanden. Ferner suchte er den spezifisch akustischen Charakter des auf *Corixa* wirksamen Reizes dadurch zu beweisen, daß er ein Steinchen zunächst auf eine schlammige Stelle, dann aber auf eine Glasplatte in der Nähe einer ruhenden

Corixa fallen ließ. Nur im letzteren Falle, wobei ein gut hörbarer Schall erzeugt wurde, erfolgte die Fluchtbewegung, doch wird unberücksichtigt gelassen, daß auch die Fortpflanzung der mechanischen Erschütterung jetzt auch eine bessere sein mußte, als im ersten Falle, in dem der Schlamm des Bodens eine starke Dämpfung ausübte.

Auch die Tatsache, daß *Corixa* nicht auf stärkere Wasserströmungen, wohl aber auf die von einem tönenden Anschlagen der Aquariumswand ausgehenden Schwingungen reagierte, durfte nicht für den spezifisch akustischen Charakter der letzteren Wirkung angeführt werden, so lange nicht die Frage entschieden war, welcherlei mechanische Erschütterungen des Wassers, ob die von hoher oder niederer Schwingungszahl, als die biologisch adäquaten Reizformen für diese Tiere angesehen werden müssen.

Bei den Graberschen Versuchen an *Blatta*, die, auf dem Boden laufend, bei einem kräftigen Striche über die Saiten einer Violine plötzlich innehält, wird ferner die Möglichkeit der Uebertragung der Vibrationen durch den Körper des Spielenden selbst oder auch die einer Resonanz des Fußbodens nicht in betracht gezogen. Ebenso konnte auch die Schalleinwirkung auf die in einem rings geschlossenen Glasgefäße sitzenden Schaben auf eine durch Resonanz des Gefäßes bedingte mechanische Einwirkung zurückzuführen sein. Aehnliches gilt auch von der Reaktion der an einem langen Faden aufgehängten Tiere.

Die Versuche mit der Schallerzeugung durch sehr starke Glockentöne dicht über dem Aquarium, wobei sich „fast jedesmal einige“ Corixen erhoben, scheinen auch nicht sehr überzeugend ausgefallen zu sein, eher sprach für die Schallempfindlichkeit dieser Tiere die beim Anstreichen der höchsten Geigentöne eintretende plötzliche und auffallende Zunahme der flüchtig werdenden Corixen, wie auch die entsprechende Fluchtbewegung des Wasserkäfers *Laccophilus*.

Dytiscus soll besonders regelmäßig auf den Klang einer Glocke reagiert haben, die den Ton „e“ gab.

Nepa cinerea kam beim Klingeln einer Schelle blitzschnell aus dem Schlamme hervor, ließ sich jedoch durch erneutes Klingeln wieder von der Oberfläche vertreiben und geriet auch bei schrillen Violintönen in wilde Bewegung.

Im Gegensatze hierzu führten Versuche, die Dogs (110) mit Wasserwanzen (ebenfalls *Nepa cinerea*) zur Feststellung eines etwaigen Hörvermögens mit über und in dem Wasser erzeugten Schallwirkungen, Geigen- und Glockentönen u. dgl. anstellte, zu völlig negativem Ergebnis.

In einer besonderen von Graber angestellten Versuchsreihe reagierten auch dekapitierte Schaben (*Blatta*) noch durch Zappeln oder Aufbäumen auf die schrillen Töne der Violine oder geriebener Gläser. Wenn man die vorhergehenden Versuche nicht als völlig einwandfrei anzusehen vermag, wird man sich auch schwer zu der von Graber gezogenen Schlußfolgerung verstehen können, daß das akustische Centralorgan der Insekten nicht ausschließlich auf das Gehirn beschränkt sei, sondern auch im Bauchmarke seinen Sitz habe.

In seinem großen Insektenbuche (156) verallgemeinert Graber diese Erfahrungen, indem er schreibt, daß „die meisten Kerfe durch gewisse Erschütterungen oder Oscillationen des umgebenden Mediums affiziert werden“. „Erregt man, während eine Raupe, ein Käfer, oder

ein anderes Insekt langsam über eine Tischplatte sich bewegt, einigermaßen heftige Schalle, z. B. durch einen Strich über eine Violine, durch das Zusammenschlagen verschiedener Gerätschaften, mittelst einer Glocke, oder indem man einen starken Laut von sich gibt, so wird man in der Regel beobachten, daß die betreffenden Tiere in Unruhe geraten, stehen bleiben oder gar mit einem plötzlichen Satze zur Seite springen" (p. 288). Waren indessen die oben erwähnten Versuche nicht ganz einwandfrei, so ist auch sonst in der Literatur nicht viel zu finden, wodurch die Reaktionsfähigkeit der Insekten auf Schall physiologisch bewiesen würde, wie aus der folgenden Zusammenstellung hervorgehen wird.

Vom ökologischen Standpunkte würde der experimentelle Nachweis der Empfänglichkeit der Insekten für Schallreize außerordentlich zu begrüßen sein, da wir danach mit den mannigfaltigen von diesen Tieren produzierten Tönen und Geräuschen auch biologisch wohl mehr anzufangen müßten. Die interessanten Versuche von Regen (s. weiter unten!) an Orthopteren machen denn hier auch einen willkommenen Anfang. Doch fehlt gerade bei den Heuschrecken, wie Graber selbst bereits hervorhob, noch jede exakte Angabe darüber, inwieweit sich eigentlich ein Heuschreckenweibchen zum Aufsuchen des Männchens des Hörvermögens bedient und wie er sich im Gewirre verschiedener Lockrufe zurechtfindet.

Auch Rádl (335) findet keinen Anhalt dafür, daß Töne oder Geräusche auf Insekten irgendwie orientierend wirken. Gleichwohl findet er, daß alle Tatsachen auf einen Gehörssinn der Insekten hinweisen, der aber „viel einfacher entwickelt" sein soll als bei den höheren Wirbeltieren und den er sich in wenig plausibler Weise als „ein verfeinertes Muskelgefühl" vorstellt, das wir im allgemeinen nicht dem spezifischen Gehörssinn, sondern den übrigen mechanischen Sinnesfunktionen hinzurechnen.

Wie Graber bereits betont, führt die Annahme, daß die Insekten eine biologisch in betracht kommende Fähigkeit haben, auf Schallreize zu reagieren, mit logischer Notwendigkeit auch zu der Annahme, daß sie, wenn sie sich mit dieser Fähigkeit zurecht finden sollen, nicht allein die Stärke, sondern auch die Höhe, vor allem auch die Richtung der auf sie einwirkenden Töne und Geräusche zu unterscheiden vermögen. Für derartige sensorische Fähigkeiten fehlt nun bisher, wie wir sehen werden, bei den Insekten erst recht jeder Anhaltspunkt.

Auch einige Erfahrungen und ein sachverständiges Urteil des Meisters der Insektenbeobachtung Fabre (130) sollen hier nicht fehlen. Nach seinen Mitteilungen ließen sich die auf einem Baume musizierenden Zikaden durch den Donner von Geschützen, die darunter abgefeuert wurden, keinen Augenblick unterbrechen. Ebenso arbeitete ein anderes Mal eine Kreuzspinne an ihrem Netze ruhig weiter, ohne sich durch den Lärm eines Volksfestes und das Knattern eines unmittelbar daneben abgebrannten Feuerwerks beirren zu lassen. Die Klänge einer Spieldose veranlaßten weder bei dem Fichtenkäfer, noch bei dem Holzbock (*Cerambyx scopolii* Fuessl.) noch bei der Grille irgendwelche bemerkbare Erregung oder Hemmung.

Fabre schließt daraus, daß die Akustik der Insekten zum mindesten eine ganz andere sein müsse als die unsrige.

β) Weitere Versuche an Orthopteren.

Zunächst sei erwähnt, daß Oyen (308) bei der Stabheuschrecke *Bacillus Rossi*, wo er den Chordotonalapparat untersuchte, keinerlei Reaktionen auf die mannigfaltigsten Schallreize beobachten konnte, während ein sanftes Anblasen mit Ausstrecken der Vorderbeine oder auch der einzelnen angeblasenen Beine beantwortet wurde.

Die von Graber an *Blatta* gemachten Beobachtungen wurden schon im vorangehenden Abschnitte berücksichtigt.

Außerordentlich bemerkenswert erscheinen die Resultate der Beobachtungen von Regen (349) an Männchen von *Thamnotrizon apterus* Fab., da sich daraus ein nicht unwesentlicher Einfluß der tympanalen Sinnesorgane auf die eigene Stridulation der Tiere ergab. Nur lassen sich leider zunächst noch gar zu viele Einwände machen.

Bei *Thamnotrizon* besteht die Schallerzeugung eines einzelnen Tieres aus einzelnen Perioden, die sich aus einer Reihe von Zirplauten, in der Regel 3—20, zusammensetzen. Zwischen den einzelnen Perioden treten Pausen von unbestimmter Dauer, in vielen Fällen von 15—30 Sekunden, ein. Sind aber nun zwei oder mehrere Tiere nahe beieinander, so alternieren sie mit ihren Zirplauten während der einzelnen Perioden. Bei der genaueren Beobachtung der zu acht oder neun in entsprechend eingerichteten Schaukästen gehaltenen Tiere konnte Regen oft bemerken, wie ein mit dem Gezirpe beginnendes Tier den Rhythmus seiner Zirplaute verlangsamte, sobald ein zweites einsetzte, und daß sich auch bei gleichzeitigem Beginne zweier Tiere die Alternation bald dadurch herstellte, daß das eine etwas innehielt, um dann an passender Stelle wieder einzustimmen.

In zwei parallelen Versuchsreihen, deren eine mit 17 normalen Tieren und deren andere mit 17 Tieren angestellt wurde, denen vorher die tympanalen Organe durch Amputation der Vorderbeine im Kniegelenk entfernt worden waren, trat nun ein Unterschied insofern deutlich herver, als bei den Normaltieren in 349 von 500 Fällen, in denen Zirpen beobachtet wurde, zwei Tiere alternierten, in 141 Fällen nur ein Tier zirpte und nur in 10 Fällen zwei oder mehrere Tiere regellos musizierten; von den 500 Fällen, in denen bei den operierten Tieren Zirpen vernommen wurde, alternierten dagegen nur in 13 Fällen zwei Tiere in der üblichen Weise, in 425 Fällen zirpte nur ein einzelnes Tier, und in 62 Fällen zirpten zwei oder mehrere regellos durcheinander; und während die normalen Tiere 15mal, ja sogar bis über 70mal mit ihren Zirplauten abwechselten, war die Alternation bei den operierten in den erwähnten 13 Fällen nur von sehr kurzer Dauer. Ein Tier, bei dem das Tympanalorgan der einen Seite verschont blieb, konnte noch alternieren, ebenso auch die Tiere, denen statt des ersten das zweite Beinpaar amputiert wurde. Unverletzte Tiere alternierten auch wenn sie sich dabei nicht sehen konnten.

Nach diesen Beobachtungen ist es, wie Regen bereits hervorhebt, offenbar das tympanale Organ, welches die Männchen von *Thamnotrizon* befähigt, bei ihrer Stridulation jene Alternation der einzelnen Zirptöne zu beginnen und einzuhalten.

In einer Anmerkung betont Regen, sich wohl bewußt zu sein, daß Schallwellen außer den Gehörsempfindungen auch Empfindungen zu vermitteln vermögen, die gewöhnlich nicht als Gehörsempfindungen bezeichnet werden und durch mechanische Wirkung entstehen.

Leider spricht sich REGEN nicht näher darüber aus, in welchem Sinne er die aus seinen Versuchen vielleicht zu folgernde Erregung des tympanalen Organes durch das Stridulationsgeräusch aufgefaßt wissen will. Leider geht auch aus seiner kurzgefaßten Mitteilung nichts näheres über die Versuchsbedingungen und die Einrichtung der „entsprechend eingerichteten Schaukasten", so daß vor allem die Frage offen bleibt, ob die Tympanalorgane imstande sind, das Stridulationsgeräusch durch Luftleitung als Reiz anzunehmen, oder ob die Uebertragung nicht vielmehr nur durch den festen Untergrund, auf dem die Tiere sitzen, vermittelt wird. Letzteres scheint mir nach REGENS Versuchen zunächst das Wahrscheinlichere, da die Tiere offenbar stets sehr nahe beieinander saßen; denn es wird als Ausnahme erwähnt, daß sie einander nicht sehen konnten. Auch Kontrollversuche mit ausgeschlossenem Gesichtssinne scheinen nicht vorzuliegen. Leider fehlen ferner nähere Angaben über die Entfernung zwischen den alternierend zirpenden Tieren, und von hohem Interesse wäre es auch gewesen, ob es gelingen würde, durch andere Geräusche und Töne das Zirpen zu beeinflussen und so deren Perzeption nachzuweisen.

Fürs erste scheint mir jedenfalls die Möglichkeit noch offen und als die wahrscheinlichere, daß die Reizaufnahme des Stridulationsgeräusches bei Thamnotrizon in der gleichen Weise stattfindet, wie die bei der Erregung der Ameisen des Pater WASMANN durch das Kratzen am Siegellack, ferner der Spinnen durch Violintöne oder wie bei den Reaktionen der Mysiden, also in rein mechanischer Weise, ohne daß das für unser menschliches Gehörorgan hervortretende akustische Phänomen dabei eine Rolle spielt.

Wie dem auch sei, so haben uns die Beobachtungen REGENS doch mit einem Falle bekannt gemacht, in dem die tympanalen Organe zu der Reaktion auf die von Tieren der gleichen Art produzierten Geräusche in eine physiologische Beziehung treten, für die auch wohl eine biologische Bedeutung anzunehmen ist.

Es muß allerdings noch besonders betont werden, daß einstweilen auch noch ein weiterer wichtiger Einwand durch REGENS Versuche nicht entkräftet ist, daß nämlich die Entfernung der Tympanalorgane gar nicht die Reizaufnahme, wohl aber die Reizbeantwortung, insbesondere die Regulierung der Stridulationsgeräusche, in irgend einer für uns noch nicht zu durchschauenden Weise unmöglich macht, und daß diese Organe mit der Aufnahme der Schallreize doch überhaupt gar nichts zu tun haben.

γ) Coleopteren.

Die bereits erwähnten Beobachtungen von GRABER, wonach *Dytiscus* sehr regelmäßig auf einen Glockenton (e'') reagierte, fanden in Versuchen von NAGEL (302) eine prinzipielle Bestätigung. NAGEL bemerkte, daß einige von diesen Wasserkäfern bei den Tönen der mittleren Violinlagen wie auch einer Pfeife, die das zweigestrichene h stark angab, in der Mehrzahl der Fälle plötzlich von der Stelle schwammen. Stärker und sicherer wirkten das e^3 einer Pfeife, viel unsicherer e^4, das schmerzhaft durchdringend klang. Am auffallendsten waren diese Reaktionen morgens im halbdunklen Zimmer, wenn er

vorsichtig herantrat und dann auf 2 m Entfernung plötzlich e^4 schrill angab. Bei der tieferen Oktave stürzten sämtliche Käfer in wilder Flucht durcheinander. Die höchsten und tiefsten Violintöne wirkten schwach oder gar nicht.

Es gehören diese Versuche von Nagel zu denjenigen, die am allerersten die Berechtigung ergeben, bei Wirbellosen von positiven Reaktionen auf akustische Reize zu sprechen. Eine biologische Bedeutung derartiger Reflexe ist freilich auch hier in keiner Weise ersichtlich, wie ferner auch die Frage noch offen bleibt, ob hier bestimmte Sinnesorgane mitspielen oder die Uebertragung durch beliebige Körperteile stattfindet, so wie es bei den noch zu besprechenden Versuchen von Fielde und Parker über die Ameisen der Fall war.

δ) Hymenopteren.

Ursprünglich hat man auch den Ameisen, Bienen und Wespen allgemein ein Hörvermögen zugesprochen (St. Fargeau, 131, Bevan, Ormerod), während Huber und Forel (140) die Ameisen als völlig taub bezeichneten.

Auch Lubbock (267) gelang es nicht, durch die verschiedensten Geräusche und Töne, die er mit der Flöte, Pfeife, Violine oder der eigenen Stimme hervorbrachte, bei Ameisen, Bienen oder Wespen irgend eine Reaktion hervorzurufen. Trotz dieses Ausfalles seiner Versuche war dieser Forscher vorsichtig genug, eine Hörfähigkeit seiner Versuchstiere nicht völlig abzustreiten, er neigt vielmehr zu der Ansicht, daß die Ameisen Töne wahrnehmen, die wir nicht hören können (265 p. 196), eine Ansicht, in der er sich auch durch den negativen Ausfall eigener Experimente über die Verständigung der Ameisen mittelst etwaiger selbstproduzierter, doch für den Menschen unhörbarer Töne nicht erschüttern ließ.

Lubbock (265 p. 188) stellte nämlich folgende höchst interessante Versuche an, die alle im gleichen Sinne verliefen: Er brachte auf dem Brett, von dem eins seiner Nester von *Lasius flavus* gewöhnlich Futter eintrug, sechs kleine hölzerne Pfeiler an und tat auf einen derselben etwas Honig. Eine Anzahl von Ameisen kroch auf dem Brette nach Futter umher, das Nest selbst war nur etwa 12 Zoll über dem Brette von demselben entfernt. Nun hielt er immer drei Ameisen beim Honig, ließ sie aber nicht wieder nach Hause gehen, rechnete vielmehr damit, daß bald viele Ameisen beim Honig sein müßten, wenn sie von den anderen durch Rufen verständigt würden. Die Wiedergabe eines solchen Versuches möge hier genügen: Von vormittags 11 bis 3 Uhr fanden nur 7 Ameisen den Weg zum Honig, es waren das etwa ebensoviele wie auch an den anderen Pfeilern hinaufkrochen. Als ihnen von 3 Uhr ab die Rückkehr ins Nest gestattet wurde, kamen nun aber bis $3,^{30}$ schon 11 und von $3,^{30}$ bis 4 Uhr nicht weniger als 43. Offenbar also hatten sie sich nicht durch Rufen, sondern nur durch die „Fühlersprache“ (Huber) zu verständigen vermocht. Es war übrigens auch mit Hilfe eines äußerst empfindlichen Mikrophons nicht möglich, irgendwelche von den Ameisen produzierte Töne zu vernehmen (Lubbock). Manche Ameisen besitzen allerdings die Fähigkeit, entweder durch Aufschlagen ihres Körpers auf eine tönende Unterlage oder mittelst eines besonderen Tonapparates Laute von sich zu geben,

die angeblich als Alarmsignale verwendet werden (ESCHERICH, 121, p. 128; BÜCHNER, 75, p. 211), doch dürfte deren Bedeutung vielleicht ebenso in anderer Weise zu erklären sein wie bei den sogenannten „Trompetern" der Hummeln, die mit den Flügeln einen Ton erzeugen, der jedoch nach WAGNER (414, p. 162) zweifellos von den Artgenossen gar nicht gehört wird, vielmehr nur eine Begleiterscheinung der Flügelbewegung darstellt, die von jenen Tieren zur Ventilation des Nestes benutzt wird.

Nach H. LANDOIS (zit. nach BÜCHNER, 75, p. 310) sollten übrigens die Bienen einander zum Honig rufen.

An vermeintlichen Gehörorganen fehlt es in der Ameisenliteratur nicht. Zuerst sind flaschenähnliche Organe an den Fühlern von Ameisen durch BRAXTON HICKS und FOREL beschrieben worden, die als mikroskopische Stethoskope imponierten und ferner wurden von LUBBOCK (265, p. 195) und JANET (vgl. 121, p. 192) an den Tibien und verschiedenen anderen Körperteilen chordotonale Organe beschrieben. Versuche über das Hörvermögen der Ameisen sind auch von anderen Forschern noch zu verzeichnen. So fand ADLERZ (2) im Einklang mit LUBBOCK, daß die Ameisen auf alle für uns hörbaren Laute nicht reagieren.

Nach FOREL kann in den Versuchen mit Ameisen ein Gehörsinn dadurch vorgetäuscht werden, daß die Tiere ganz besonders fein auf Erschütterungen der Luft und der Unterlage reagieren, vermöge ihres durch Tasthaare oder Tastpapillen über den ganzen Körper verbreiteten Tastsinnes.

Eine solche Deutung lassen auch die Versuche von WASMANN (415) zu, bei denen *Formica rufa* und *Dinardia Märkelii* im LUBBOCKschen Ameisenneste auf Streichen mit einer Nadelspitze über Siegellack, der einen Sprung der oberen Glasplatte verdeckte, mit allgemeiner Erregung und Annahme einer Stellung mit erhobenem Vorderkörper und erhobenen Fühlern reagierten, während das Reiben mit dem Finger oder dem Falzbein über dieselbe Stelle, wobei aber kein ähnlicher leise schrillender Ton entstand, nur bei einigen wenigen Tieren eine ähnliche Reaktion zur Folge hatte. WASMANN selbst hebt bereits die Möglichkeit hervor, daß die feine Erschütterung der Glasplatte vielleicht auf andere Weise als durch eine eigentliche Schallwahrnehmung auf die Ameisen gewirkt haben konnte. Aehnliche Wirkungen hat WASMANN (416) später auch an *Formica sanguinea* beobachten können, die auf ungleich stärkere Erschütterungen durch Klopfen auf die Glaswand des Nestes in ganz anderer Weise als auf das Kratzen der Nadelspitze über den Schellack reagierten, indem sie nämlich flüchteten oder sich mit geöffneten Kiefern in Verteidigungszustand setzten, nicht aber sämtlich mit geschlossenen Kiefern ihre Fühler erhoben.

Für eine Fähigkeit, Töne oder Geräusche zu unterscheiden, haben auch diese Versuche eigentlich keine wesentliche Beweiskraft. Sie deuten nur darauf hin, daß auch bei den Ameisen zur Auslösung bestimmter Reflexaktionen bestimmte adäquate Reizformen notwendig sind, die hier wohl ins Gebiet der rein mechanischen Reize fallen.

Daß es sich bei derartigen Reaktionen der Ameisen um solche auf Schwingungen der Luft oder fester Körper handelt, die ohne besondere Sinnesorgane übertragen werden, geht auch aus neueren Versuchen von FIELDE und PARKER

(136) hervor, deren Ergebnisse in anderem Sinne ausfielen als die von Weld (420) und Metcalf (288), wonach sich die Ameisen als sehr empfindlich gegen gewöhnliche Töne erweisen sollten. Fielde und Parker prüften acht verschiedene Ameisenarten aus den drei Subfamilien der Formiciden auf ihre Empfindlichkeit gegenüber Tönen, deren Schwingungszahl zwischen 27 und 60000 betrug und die sie, von Piano, Violine oder Galtonpfeife erzeugt, durch Luft oder feste Körper zuleiteten. Auch am gleichen Objekt wie Weld, am *Crematogaster lineolata*, stellten sie ihre Versuche an, erhielten aber im Gegensatze zu Weld, der die Töne allerdings in anderer Weise, mit Metallstäbchen, erzeugte, vollkommen negative Resultate bezüglich der Erregung durch Schall.

Auf luftübertragene Schwingungen reagierten die Tiere nicht, wohl aber auf die Uebertragung derselben durch feste Körper, z. B. wenn das Nest auf ein Klavier gestellt wurde. So ließ sich erweisen, daß alle acht untersuchten Arten auf Schwingungen von 27 pro Sekunde bis zu einer für jede Art charakteristischen oberen Grenze reagierten. Diese betrug bei *Crematogaster* 522, bei *Formica fusca* var. *subsericea* 1044, bei *Lasius latipes* und *Stigmatomma* 2088, bei *Stenamma* gewöhnlich 3915, bei *Camponotus* 3480, bei *Formica sanguinea* stets 2088, gelegentlich 4176, und bei *Lasius umbratus* stets 4176 Schwingungen. Auch auf Reiben einer Petri-Schale, in der sie saßen oder auf Reiben eines Gefäßes mit Wasser, auf dem die sie beherbergende Petri-Schale schwamm, oder beim Kratzen mit einer Nadel auf dem Holztisch, auf dem die Petri-Schale lag, zeigten sie Reaktionen, deren schwächste in einer schlagenden Bewegung der Antennen bestand.

Als Reizschwelle für die Auslösung dieser Reaktion bestimmten die genannten Forscher das Auffallen von 0,5 g aus 15 cm Höhe auf ein Brett, auf dessen Ende in 4,3 m Entfernung sich das Nest befand.

Außer Holz, Glas und Wasser erwiesen sich auch die Nesterde oder Schwamm als geeignet für die Uebertragung der wirksamen Schwingungen.

Um die Aufnahmeorgane für diese Reize aufzufinden, stellten Fielde und Parker noch eine besondere Versuchsreihe mit *Stenamma fulvum piceum* an, wobei die Tiere erst 3—4 Wochen nach Entfernung der verschiedensten Körperteile geprüft wurden. Dabei ergab sich denn, daß die Reaktionen nicht nur von den Antennen, sondern auch von dem Kopfe, dem Abdomen und 1—2 Beinpaaren unabhängig war, daß die Uebertragung der Schwingungen also durch die Beine oder beliebige andere Körperteile vermittelt wurde. Daß es sich jedoch nicht um eine einfache Bewegungsübertragung, sondern um echte Reaktionen handelte, ging unter anderem daraus hervor, daß dieselben bei öfterer Wiederholung des Reizes ausblieben.

ε) Dipteren.

Für den Moskito hat Johnston (204) ein auch bei anderen Insekten vorkommendes „Gehörorgan" beschrieben, das sich im zweiten Antennengliede findet und im wesentlichen aus Ganglienzellen besteht, die sich in lange stäbchenförmige Ausläufer fortsetzen oder durch

Fasern mit den Stäbchen in Verbindung stehen. Die Stäbchen endigen zuweilen in Poren der Gelenkhaut zwischen dem zweiten und dritten Gliede, oder auch in chitinösen Fortsätzen des distalen Randes desselben. Mit diesem Organe sollten nach JOHNSTON die Insekten sowohl die Intensität des Schalles oder die Entfernung seiner Quelle, wie auch nach dem Winkel, in welchem die Schwingungen auftreffen, die Richtung der Schallquelle wahrnehmen können.

Auch MAYER (283) hält für die Insekten die Bestimmung der Schallrichtung für möglich, und zwar durch Drehungen der Antennen, die so lange ausgeführt werden, bis die Intensität der Schwingungen an beiden Antennen die gleiche ist. MAYER stellte an lebenden Mücken ähnliche Versuche an wie HENSEN bei Krebsen, indem er sie auf einen Objektträger festklebte und beim Tönen verschiedener Stimmgabeln die Schwingungen der Fühlerhärchen beobachtete. Dabei ergab sich natürlich auch, daß verschiedene Haare auf die einzelnen Töne in verschieden starke Mitschwingungen gerieten. Bei einigen waren diese am größten bei einem Tone von 512 Schwingungen, wie er nach LANDOIS (230) annähernd dem von dem Weibchen von *Culex* erzeugten Tone entspricht. Daß die Erkennung der Schallrichtung für das Insekt möglich sei, schien daraus hervorzugehen, daß die größten Mitschwingungen erfolgten, wenn die Richtung der Luftschwingungen mit der Längsachse des Haares einen rechten Winkel bildeten, während sie bei Zusammenfallen beider Richtungen ausblieben.

Nicht viel mehr Wahrscheinlichkeit kam in diese Analogien und Hypothesen durch die Ausführungen von CHILD (80), der in seiner Arbeit zunächst die Anatomie jener antennalen Sinnesorgane der Culiciden und Chironomiden zusammenfaßt und auch einige Beobachtungen an diesen Tieren mitteilt. *Culex* und andere Mücken erweisen sich beim Schwärmen sehr empfindlich besonders gegen tiefe Töne, die den ganzen Schwarm augenblicklich für einige Sekunden in Verwirrung bringen. Auch das Pfeifen einer Lokomotive hat schon aus einer Entfernung von 1—2 km die gleiche Wirkung, und ebenso bringt das Einschlagen eines Ruders ins Wasser im Gegensatz zum optischen Reiz der Annäherung eines Bootes einen Mückenschwarm in Verwirrung und häufig zur Auflösung und Flucht.

Diese Tatsachen erinnern an das Experiment von H. LANDOIS (230), der einen Mückenschwarm auf seinen lässigen Diener herabbeschwor, indem er zu ihm mit erhobener Stimme sprach, etwa in dem Tone e'', der dem von den Mücken beim Schwärmen hervorgebrachten entsprechen soll.

Die in dieser Weise ausgelösten und angeblich durch das JOHNSTONsche Organ vermittelten Erregungen faßt CHILD in dem Sinne von modifizierten Tastempfindungen auf, hält es allerdings auch für möglich, daß das Insekt zwischen Tastreizen und Schallreizen durch den bei ersteren vorhandenen Widerstand gegen die freie Bewegung der Antennen unterscheiden könne. Die Richtung der Schalleinwirkung soll durch das Zusammenwirken beider Antennen richtig übertragen werden, und das Männchen soll den Ton des ♀ von anderen Tönen unterscheiden und durch Verfolgung der betreffenden Richtung das ♀ auffinden.

Wie der hypothetische Charakter all dieser Angaben zeigt, sind wir auch hier von exakter Kenntnis der Tatsachen noch weit entfernt.

ζ) Lepidopteren.

Bei Raupen beschrieb zuerst Rothke (360) Reaktionen auf Schallreize, die in einem Zusammenzucken und Zurückschnellen des vorderen Körperteiles bestanden. Diese Bewegung erfolgte bei Raupen von *Vanessa antiopa* L. bei lautem Singen an den Fortestellen, weniger stark bei Geigentönen. Die tiefen Töne schienen als stärkerer Reiz zu wirken. Raupen von *Vanessa milberti, Euchaetes egle* und *Crocota* erwiesen sich dagegen als unempfindlich für Musik und Gesang.

Aehnliche Beobachtungen rühren von Fischer (137) her, der außer bei *Vanessa antiopa* auch bei *Vanessa io* L., *Vanessa urticae* L., namentlich vor der letzten Häutung, bei lautem Sprechen oder Lachen, bei Händeklatschen, besonders regelmäßig aber beim Schließen der Tür das zuckende Zurückschnellen des Vorderkörpers bemerkte. Am leichtesten ließ es sich durch kurzes und kräftiges Ausstoßen des Tones a' hervorrufen, Stimmgabeltöne schienen aber keinen Erfolg zu haben. Fischer meint, daß möglicherweise die ganze Körperoberfläche bei der Reizaufnahme beteiligt sei. Ein spezifisch akustisches Sinnesorgan von biologischer Bedeutung ist auch wohl nach diesen Beobachtungen nicht anzunehmen.

Graber (157, p. 69) zitiert auch noch eine Angabe des französischen Forschers Bonnet, wonach einige Raupen auf den Ton der menschlichen Stimme reagiert haben sollten.

Bei Noctuiden hat Deegener (102) ein zuerst bei *Pseudopodia* entdecktes abdominales Sinnesorgan als Gehörorgan angesprochen. Stobbe (397) hat den verschiedenen Bau dieses Organes bei verschiedenen Arten untersucht und Versuche angestellt, die die Unrichtigkeit der rein morphologisch-hypothetischen Auffassung dieser Organe als Hilfsapparate eines Gehörssinns außerordentlich wahrscheinlich machen. Er hatte beobachtet, daß die Schmetterlinge sofort und deutlich reagierten, wenn auf einer Flasche mit einem Korken ein hoher quietschender Ton hervorgebracht wurde, und fand diese Reaktion auch nach Verschmieren der Oeffnung des fraglichen Organes noch unverändert. Ebensowenig war durch dieses Verfahren die Gleichgewichtserhaltung beim Fluge gestört.

Die Reaktion auf den quietschenden Ton stellte übrigens das einzige Zeichen akustischer Erregbarkeit dar. Alle übrigen Töne und Geräusche, Pfeifen und Klatschen erwiesen sich stets als völlig wirkungslos.

Für andersartige Nervenendigungen auf den Schmetterlingsflügeln denkt Günther (163) an die Möglichkeit, eine Hörfunktion anzunehmen, da hier der nervöse Fortsatz der Sinneszelle so dicht an eine Chitinkuppel stößt, daß schon die geringste durch die Luft übertragene Erschütterung der Kuppel auf ihn einwirken und so den Nerven reizen kann. Es erscheint eigentlich näherliegend, hier an Nervenendorgane zur Aufnahme der sensiblen, den Flug reflektorisch regulierenden Reize verschiedener Luftströmungen zu denken. Auch Peter (319) denkt bei einem laut knarrende Geräusche produzierenden Schmetterling an eine beim Weibchen im Dienste des Gehörssinnes stehende Funktion eines besonders bei diesem Schmetterlinge aufgefundenen Organes.

η) Arachnoiden.

Nach alter Ueberlieferung sollen die Spinnen durch den Ton der menschlichen Stimme oder etwa einer Flöte angezogen werden. Reclam (348) berichtet über eine auffallende Beobachtung, die er bei einem Gewandhauskonzerte in Leipzig anstellte: während eines Violinsolos ließ sich eine Spinne vom Kronleuchter herab, flüchtete aber beim Einsetzen des Orchesters jedesmal schleunigst wieder nach oben. Die Deutung dieser Beobachtung für die Musikempfindlichkeit der Spinnen wurde schon von Romanes in Zweifel gezogen und Mc Cook betonte zuerst die Uebertragung von Luftschwingungen durch die Netzfäden auf taktile Härchen, wie sie von Dahl als besondere Hörhaare bezeichnet wurden. Dahl fand stets, daß ein neben einer laufenden Spinne hervorgebrachter Ton das Tier augenblicklich stille stehen läßt. Nach anderen Autoren (Bertkau, Schimkewitsch, W. Wagner, Gaubert) sollte eine Schallaufnahme durch die sogenannten leierförmigen Organe stattfinden.

Es ist das Verdienst von Bonnier (63) und Lecaillon (238), auf die durch die selbstgewebten Fäden ermöglichte Feinheit des „sens de la trépidation“ bei diesen Tieren und auf dessen biologische Bedeutung hingewiesen zu haben. Bonnier macht geltend, daß bei dem Schwirren eines Insekts, das für uns mit einem Tone verbunden sei, für die Spinne nur das Flügelschwingen von Interesse sei, da es, durch die Netzfäden fortgeleitet, den lauernden Räuber vom Fange eines Beutetieres benachrichtigt. Schon Boys berührte ein Spinnennetz mit einer Stimmgabel und sah, wie die Spinne sich dagegen wandte, sich näherte und den zitternden Körper zu fassen suchte wie eine gefangene Fliege.

Zum Unterschied von dieser Auffassung möchte Lecaillon doch das akustische Phänomen beim Summen der Insekten als den adäquaten Reiz für die Spinnen erklären und hierin auch den Grund für die angebliche Annäherung der Spinnen auf musikalische Töne erblicken. Aus seinen Versuchen mit *Agelena labyrinthica* Cl., die er in einem Wasserglase hielt und die auf das Summen eines vorgehaltenen Insektes dieses aus der Hand fraßen, geht leider nichts über die Beteiligung des Gesichtssinnes der Tiere an diesen Reaktionen hervor.

b) Die chordotonalen Sinnesorgane.

Ueber die vermeintlichen Gehörorgane der Insekten wurde bereits in den vorigen Abschnitten einiges mitgeteilt. Die Auffassung, daß die sogenannten chordotonalen Sinnesorgane der Insekten zur Aufnahme und Transformation von Schallreizen dienen, stellt ein logisches Gebäude aus rein morphologischen Analogien und Schlußfolgerungen dar, das einstweilen einer festen experimentellen Stütze und des physiologischen Nachweises entbehrt. Da unserer Ansicht nach daher ein tieferes Eingehen auf den Bau dieser Organe uns für die physiologischen Fragen nach der Schallreaktionsfähigkeit und der Schallreizaufnahme der Insekten ebensowenig fördern würde, wie z. B. die genaue Beschreibung der vermeintlichen Gehörorgane der Krebse die Physiologie ihrer Gehörsfunktionen dauernd zu begründen vermocht hat, so wollen wir uns hier auf eine ganz kurze dem historischen Interesse entspringende Erwähnung der chordotonalen Organe beschränken.

Ueber die älteren Auffassungen, die sich auf die mit dem Gehörorgane verglichenen Teile bei Insekten beziehen, finden sich Angaben bei Comparetti (90), Treviranus (409), Ramdohr (337), Lespès (246), J. Müller (294, 295, p. 411) u. a.

Johannes Müller entdeckte an den Tibien der Laubheuschrecke (*Locustiden*) die wegen ihrer Trommelfellbildung von Graber sogenannten Tympanalapparate. v. Siebold (380) fand darin die stiftführenden oder skolopoferen Nervenendigungen, die Träger der von den Morphologen so bezeichneten „Hörstifte". Leydig (252) fand dann bei anderen Insekten ähnliche mit jenen Skolopophoren versehene Organe, denen indessen das Tympanum fehlte. Beide Typen von Organen faßte Graber (157, p. 506) wegen der saitenartigen Spannung als chordotonale Organe zusammen, unter denen er demnach die tympanalen und die atympanalen unterscheidet. Es wird für die letzteren im Gegensatz zu den Tympanalorganen auch die eigentlich allgemeinere Bezeichnung Chordotonalorgane verwendet.

Zahlreiche Autoren haben sich an der Erforschung der Morphologie dieser Organe beteiligt, die besonders bei den Orthopteren viel Interesse erregten. Es seien hier außer den genannten Forschern nur noch Hensen (178), Oscar Schmidt (365), v. Adelung, H. Landois (230, 231), Oyen (308), Herbig (183) und Schwabe (368), erwähnt und die Arbeiten von Graber (155, 156, 157) hervorgehoben.

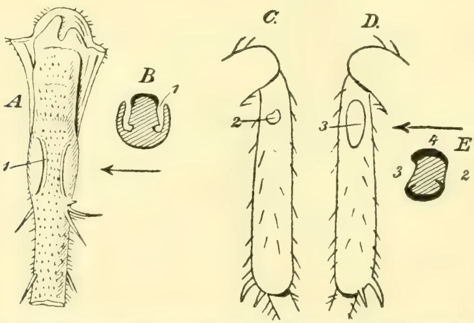


Fig. 20. *A* Vorderschiene der grünen Laubheuschrecke (*Locusta viridissima* L.) von der Streckseite. *B* Durchschnitt durch dieselbe in der Nähe des Pfeiles, *1* Schlitze der Trommelfellhöhlen. *C* und *D* Vorderschienen der Hausgrille (*Gryllus domesticus*) von vorn und hinten. *E* Querschnitt in der Nähe des Pfeiles, *2* vorderes, *3* hinteres Trommelfell, *4* Streckseite. Aus Hesse.

Die Tympanal- und Chordotonalorgane sind fast an allen Körperteilen von Insekten gefunden worden (vgl. Oyen), so z. B. bei einer Schwimmkäferlarve in der Unterlippe und den beiden Tasterpaaren, bei anderen in den Fühlern, den Flügeln, den Leibessegmenten, im Femur (Pediculiden) wie in den Tarsalgliedern. Am häufigsten kommen sie jedoch in den Tibien vor, wie es auch bei den Laubheuschrecken und Grillen der Fall ist (Fig. 20), während sie bei Acrididen am ersten Bauchringe sitzen (s. Fig. 21). Zur Orientierung über den Bau eines Tympanalorganes diene Fig. 22, die bei *3* die Trommelfelle als verdünnte Cuticularfelder am Grunde der Trommelfellhöhle zeigt, die von

Falten des Integuments überwölbt werden. Die Beintrachee *4* ist unter den Trommelfellen eine Strecke weit gespalten. Die Sinneszelle *1* birgt ihren distalen Abschnitt in der Kappenzelle *2*, durch die sie an der Cuticula befestigt ist.

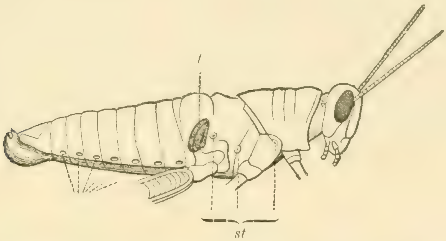


Fig. 21. Seitenansicht von *Acridium* nach Entfernung der Flügel. *st* Stigmen, *t* Tympanum. Nach HERTWIG.

Ob diese Organe nun wirklich mit Recht als akustische Sinnesorgane angesprochen werden dürfen, ist noch sehr die Frage. Der eifrigste Verfechter der Gehörsfunktion dieser Organe, GRABER, hebt selbst hervor, daß die zirpenden Heuschrecken auch nach Entfernung der Organe gegen Schallreize ebenso empfindlich seien wie früher

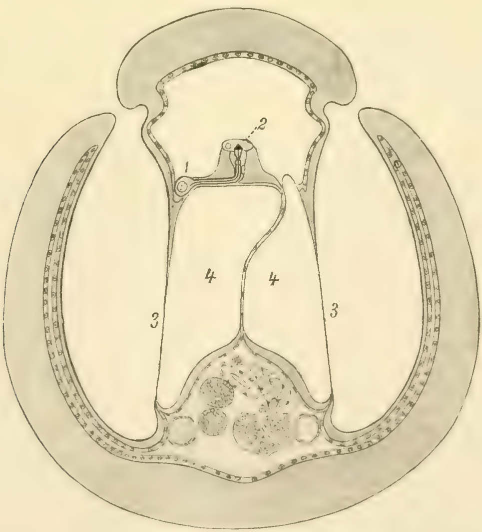


Fig. 22. Querschnitt durch die Vorderschiene einer Laubheuschrecke (*Decticus verrucivorus* L.). *1* Sinneszelle, *2* Kappenzelle, darin der Stift der Sinneszelle, *3* Trommelfell, im Grunde der Trommelfellhöhle, *4* die beiden Tracheenäste. Nach SCHWABE aus HESSE.

(156, p. 296). Auch beschränkt sich die entsprechend dem Versuche, die physiologische Bedeutung aus morphologischen Tatsachen abzuleiten, meist beträchtlich übertriebene Uebereinstimmung zwischen den tympanalen Organen der Orthopteren und der Vertebraten, wie wiederum GRABER selbst nicht verschweigt (157, p. 95), hauptsächlich nur auf das über einem Luftraum ausgespannte Trommelfell. Dazu kommt freilich für die Tympanalapparate der Orthopteren die Zusammensetzung der Crista aus reihenweise angeordneten, die Nervenendigungen in sich tragenden Elementen, wie sie an den Bau der Basilarmembran im Säugerohre erinnert und ebenso wie dieser mit der HELMHOLTZschen Theorie vereinbar erscheint (157, p. 115).

2. Statischer Sinn bei Insekten.

Bei einer Klasse von Tieren, die wie die der Insekten ein so zahlloses Heer geschickter Flieger und eine so große Reihe äußerst gewandter Schwimmer, Läufer und Kletterer aufweist, muß es nach unserer von den Wirbeltieren her geläufigen Auffassung von der Wichtigkeit und Notwendigkeit spezifischer Sinnesorgane für die Regulierung der Lagen und Bewegungen des Körpers, auffallend erscheinen, daß hier bisher keine spezifischen Sinnesorgane mit einiger Sicherheit nachgewiesen werden konnten, deren adäquate Reizung durch Auslösung reflektorischer Bewegungen zur Wiederherstellung der Gleichgewichtslage führt.

Offenbar werden hier die statischen Sinnesfunktionen in erster Linie durch den Gesichts- und Tastsinn vollzogen. Wieweit auch eine mechanische Regulierung des Gleichgewichtes bei den Insekten eine Rolle spielt, darüber haben BETHE (44) und GRIFFINI (159) bereits einige Hinweise gegeben.

a) Angeblich statische Sinnesorgane.

Bemerkenswert ist auch schon die verschwindend geringe Zahl von Organen bei Insekten, denen überhaupt, auch ohne experimentellen Beweis, eine statische Sinnesfunktion zugeschrieben wurde.

GRABER (156) hat die von ihm bei gewissen Insekten aufgefundenen Otocysten noch als Gehörorgane aufgefaßt. Er entdeckte bei einer Fliege (*Sicus*) im scheibenartigen Fühlerendgliede ein otolithenartiges Gebilde. Auch LOWNE (264) gibt an, am Mesothorax der Fliege ein derartiges Organ bemerkt zu haben.

An dem bei sämtlichen flugfähigen Dipteren vorhandenen und aus dem Hinterflügel hervorgegangenen Schwinger, der eine große Anzahl von Bewegungen auszuführen vermag und die Veränderungen in der Richtung des Fluges bedingen soll, befindet sich nach WEINLAND (419) ein chordotonales Organ mit verschiedenen Papillengruppen, die hypothetisch für die Wahrnehmung der Schwingerbewegungen und dadurch für die Vermittlung reflektorischer Steuerbewegungen der Fliege in Anspruch genommen werden.

Auch die Auffassung des PALMENschen Organes der Ephemeriden (GROSS, 160, DRENKELFORT, 111) als eines orientierenden Sinnesorganes ist bisher eine reine Vermutung, zumal noch gar keine Nerven-

endigungen darin nachgewiesen werden konnten. Ebensowenig ist bei dem von Stauffacher (389, 390, 391) bei der Reblaus beschriebenen Organe eine statische Sinnesfunktion physiologisch erwiesen.

Diesen negativen Befunden gegenüber verdient es besondere Beachtung, daß Lyon (269) bei weiterer Verfolgung einer Beobachtung von Loeb bei *Asilus* und anderen Insekten ähnliche kompensatorische Bewegungen, wie sie von den Wirbeltieren her bekannt sind, nachweisen konnte. Die Tiere laufen auf der Drehscheibe der Drehrichtung entgegen, und führen auch bei Rotation ihres Körpers um eine dorsoventrale oder transversale Achse charakteristische, im ersteren Falle von Nystagmus begleitete Kopfbewegungen aus. Nach Rádl (334) werden indessen die Reaktionsbewegungen der Insekten auf der Drehscheibe optisch ausgelöst.

b) Spezifisch-geotaktische Sinnesorgane der Nepiden.

Während nach dem Gesagten ein experimenteller Nachweis statischer Sinnesorgane bei Insekten bis dahin noch ausstand, ist es nun in allerjüngster Zeit W. Baunacke (30, 31) gelungen, in den früher als siebförmige Stigmen bezeichneten und dann von Dogs (110) für Gehörsorgane gehaltenen Sinnesorganen von *Nepa cinerea* solche zu erkennen und aufs exakteste nachzuweisen, die durch Lageveränderungen ihre adäquaten Reize empfangen und regulierende Bewegungen auslösen.

Eine ganz besondere Bedeutung gewinnen die physiologisch-biologisch ebenso wie anatomisch-histologisch mit außerordentlicher Gründlichkeit durchgeführten Untersuchungen von Baunacke dadurch, daß Larve und Imago von *Nepa* die bei Metazoen immerhin seltene, so z. B. von Loeb und auch von Mangold (274) bei dem Seestern *Asterina* und von Loeb (259, 263) auch bei Fliegen beobachtete Erscheinung der negativen Geotaxis zeigen, und daß, wie Baunacke zeigt, von den in Frage stehenden Sinnesorganen die zur Auslösung dieser Richtungsbewegung führenden Erregungen ausgehen. Da eine Regulation der Gleichgewichtslagen hier, falls sie überhaupt mit diesen Sinnesorganen in Zusammenhang steht, bei den langsamen und schwerfälligen Bewegungen von *Nepa* außerordentlich zurücktritt, so ist meines Erachtens hier nach den Versuchen von Baunacke die volle Berechtigung vorhanden, von

spezifisch geotaktischen Sinnesorganen

zu sprechen, wie sie bei den übrigen negativ geotaktischen Tieren bisher nicht nachgewiesen werden konnten.

Die physiologische Funktion und biologische Bedeutung der von Baunacke bei allen untersuchten Vertretern der Hemipterenfamilie *Nepidae* festgestellten und bei *Nepa*, *Ranatra* und *Laccotrephes* histologisch genau studierten Sinnesorgane ließ sich sowohl bei den Larven als auch den Imagines des gemeinen Wasserskorpions *Nepa cinerea* experimentell erweisen.

Die sechs Organe der Imago haben ihre ontogenetischen Vorläufer in den acht Sinnesgruben der Larve. Diese setzen sich zusammen aus einer Reihe von passiv stark beweglichen Sinnesborsten und verschiedenen Nebenbestandteilen. Sie liegen in der beiderseits an der Ventralseite des larvalen Abdomens sich hinziehenden luftgefüllten

Atemrinne versteckt als sackartige Höhlungen, deren weite Oeffnungen dicht von starken Borsten überdeckt werden. Die Imago besitzt nur noch sechs derartige Sinnesorgane, die sich durch entsprechende Modifikation des Tracheensystems wiederum zu einem Systeme vereinigen. Aeußerlich erscheinen sie als ringförmig umrahmte, ovale Chitinplatten und zeigen unter Wasser starken Silberglanz, der durch die in ihnen eingeschlossene Luft bedingt wird.

Die Wirkungsweise der larvalen Organe erklärt sich Baunacke nun in folgender Weise (s. Fig. 23, 24). Die in der Atemrinne eingeschlossene Luft wird ventralwärts durch die starren Deckborsten *d b* am Entweichen gehindert. Nur am Randsaume, wo die beweglichen Sinnesborsten stehen, findet sich eine Lücke in dieser Bedeckung. Dadurch kommt bei *c* eine freie Berührung der eingeschlossenen Luft mit dem umgebenden Wasser zustande, ohne daß hier Wasser ein-

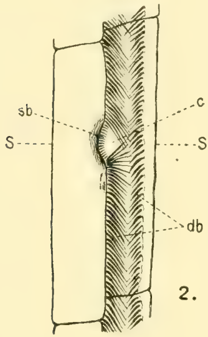


Fig. 23.

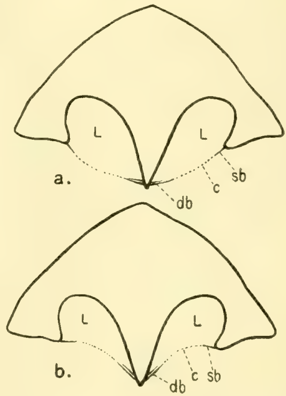


Fig. 24.

Fig. 23. Abdominales Sinnesorgan von *Ranatra linearis*. *SS* Schnittführung für die Figg. 24 a und b. *sb* Sinnesborsten, *db* Deckborsten, *c* Kontaktfläche zwischen Wasser und Luft. Nach Baunacke.

Fig. 24. Querschnitt desselben Organes, *L* Luft in der Atemrinne, *a* konvexe, *b* konkave Kontaktfläche.

zudringen oder Luft zu entweichen vermöchte. Wenn das Tier sich nun bewegt und seine Lage ändert, so drängt die Luft vermöge ihres Auftriebes nach der höchstgelegenen Stelle der Atemrinne und übt einen Druck aus, dem die starren Deckborsten standhalten, während die leicht beweglichen Sinnesborsten nachgeben und sich auswärts biegen (Fig. 24 a). Gleichzeitig läßt der Andrang der Luft in den am weitesten unten liegenden Organen nach, und das umgebende Wasser kann die Sinnesborsten nach innen drücken (Fig. 24 b). So adhärieren diese gewissermaßen am Wasserspiegel, machen jede durch die Bewegung des Tieres verursachte Schwankung mit und empfangen so Reize, die der augenblicklichen Stellung des Tieres entsprechend verschieden sind.

Wie in der Statocyste der spezifisch schwerere Statolith, so ist es hier die spezifisch leichtere Luft, die durch ihren Gewichtsunterschied Reize erzeugt, die mit jeder Aenderung der Körperlage wechseln.

Die Organe der Imago zeigen einen abweichenden Bau, da während der letzten Häutung die äußeren zum Respirationssystem gehörenden Lufträume zur völligen Rückbildung kommen und das umgebildete Organ zum Tracheensystem durch die Einverleibung eines Stigmas in direkte Beziehung tritt. Im Prinzip bleibt dabei aber der Mechanismus der Organe bei Larve und Imago der gleiche. Sinnesborsten und Deckborsten vereinigen sich bei der letzteren zu einer den Luftraum über dem Sinnesfeld nach außen fest abschließenden Membran, die infolge einer eigenartigen Insertionsweise der Sinnesborsten äußert nachgiebig ist. Daher werden sich hier diese Membranen in den am höchsten gelegenen Organen nach außen, in den tiefliegenden gleichzeitig nach innen wölben, wodurch auch die Sinnesborsten wieder in Mitleidenschaft gezogen werden und verschiedene Reize erhalten, bzw. vermitteln.

In die Sinnesborstenkanäle treten die distalen Nervenfortsätze bipolarer Ganglienzellen, die die an der Basis zum Sinnesfelde gehörige Hypodermisschicht reichlich durchsetzen.

Wie die eingehende biologische Beobachtung ergab, ist *Nepa cinerea* im Gegensatze zu verwandten Arten ein so schlechter Schwimmer, daß sie nicht aus eigener Kraft an die Oberfläche zu gelangen vermag, wenn sie sie nicht kriechend auf schräg ansteigendem Boden oder Pflanzenwuchs erreichen kann. Das Tier ist aber darauf angewiesen, in der Seichtwasserzone zu leben und möglichst an der Oberfläche zu bleiben oder doch häufig zur Erneuerung der Atemluft nach derselben zurückzukehren, wenn sie sich etwa zur Nahrungssuche nach einer mäßigen Tiefe begeben hatte.

Hierfür findet nun *Nepa* ihre Orientierung durch ihre negative Geotaxis, die, wie BAUNACKES Versuche zeigen, bei Larve und Imago an die oben beschriebenen Sinnesorgane gebunden ist und mit ihrer Zerstörung verloren geht. Zunächst allerdings lassen sich die Tiere durch den Gesichtssinn leiten und suchen einer ungewohnten Umgebung stets nach dem Lichte hin zu entfliehen. Wenn dieser Sinn jedoch durch Lackieren der Augen ausgeschlossen wird, so tritt die geotaktische Richtung deutlich hervor, und es gelang BAUNACKE, die so geblendeten Tiere auf einem im Aquarium angebrachten Schaukelbrett bis zur Erschöpfung laufen zu lassen. Auf jede Drehung des Brettes, die sie durch eine Veränderung der Richtung des Anstieges wieder in die Tiefe brachte, reagierten sie prompt mit sofortiger Umkehr in der Richtung nach oben.

Die prompte Ausführung der negativ geotaktischen Bewegungen lassen die in Fig. 25 wiedergegebenen Marschrouten einiger geblendeter *Nepa*-Imagines deutlich erkennen. Ebenso oder noch präziser beantworteten die geblendeten Larven alle Drehungen der Schaukel.

Ganz andere Wege legten nun aber solche Imagines und Larven nach der Blendung zurück, denen die erwähnten abdominalen Sinnesorgane lange Zeit vorher zerstört wurden, was sich bei den Imagines leicht durch Abschaben der Borstenmembran ausführen ließ. Die in Fig. 26 wiedergegebenen Wege, die einige derartig vorbereitete Tiere zurücklegten, zeigen die völlige Gleichgültigkeit der Tiere gegen die

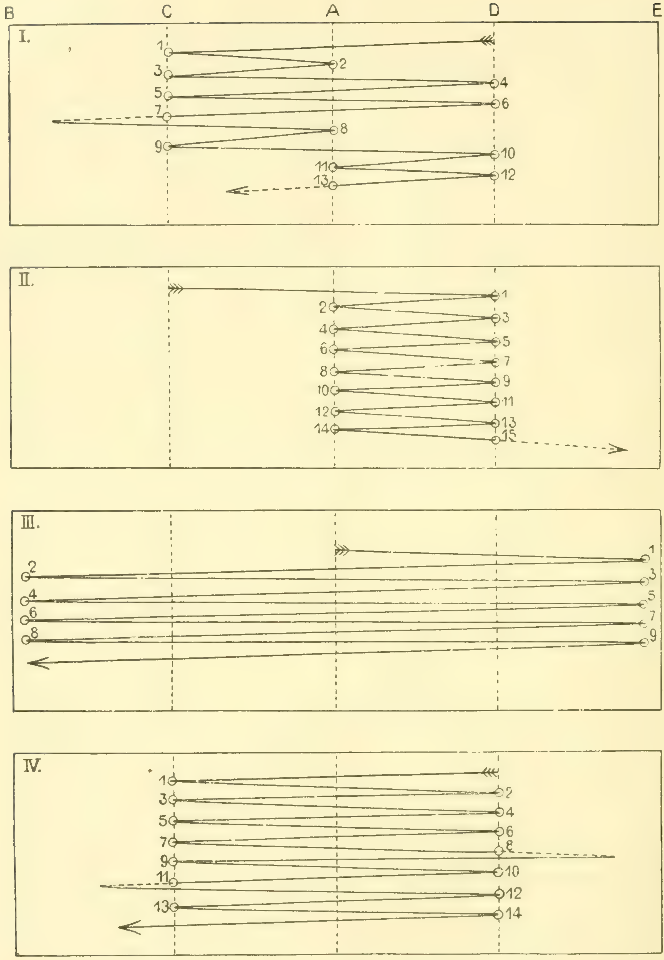


Fig. 25. Marschrouten von vier geblendeten Imagines von *Nepa cinerea* auf dem Schaukelbrett bei mehrmaligem Umlegen desselben um die Drehungsachse *A*. Nach Baunacke.

passive Veränderung ihrer Lage und bringen im Einklang mit den weiteren von Baunacke beschriebenen und auch an Larven bestätigten Versuchsergebnissen den Nachweis, daß tatsächlich die abdominalen Sinnesorgane von *Nepa* es sein müssen, in denen die zur Auslösung der negativ geotaktischen Be-

wegungen führenden Erregungen stattfinden, wobei der von BAUNACKE dargelegte Mechanismus vollkommen plausibel erscheint.

Es wird weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, analoge Erscheinungen bei anderen Formen an das Licht zu ziehen.
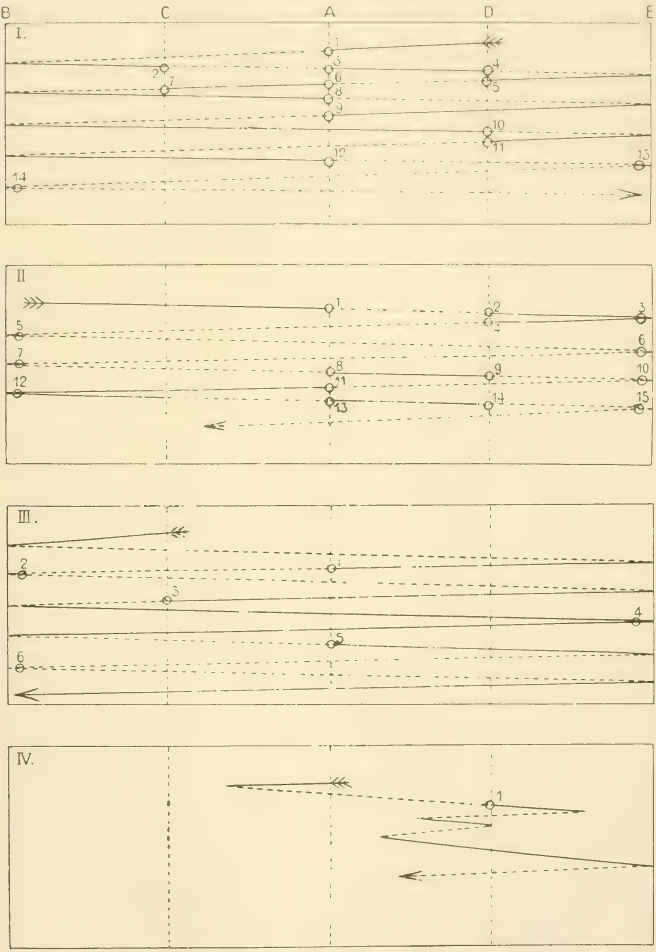


Fig. 26. Marschrouten von vier geblendeten Imagines von *Nepa cinerea* nach Zerstörung der abdominalen Sinnesorgane, bei mehrmaligem Umlegen der Schaukel. Die richtigen Wege sind ausgezogen, die falschen punktiert. Nach BAUNACKE.

VIII. Zusammenfassung der Ergebnisse bei Wirbellosen.

1. Statische Sinnesorgane.

In allen Klassen der Wirbellosen finden sich weit verbreitet Gebilde, die ihrem anatomischen Charakter nach als Sinnesorgane anzusprechen sind, früher als Gehörorgane aufgefaßt und Otocysten genannt wurden, jetzt aber meist als Statocysten bezeichet werden. Diese Organe bestehen aus einem offenen oder geschlossenen Bläschen und können an der Innenwand mit Flimmerhärchen oder Wimperborsten ausgestattet sein. In den meisten Fällen enthalten sie als Lithocysten einen oder mehrere Statolithen oder auch Statoconien. Diese Inhaltskörper sind gewöhnlich von den Zellen der Statocystenwand ausgeschiedene Konkremente, in vielen Fällen aber von außen aufgenommene Sandkörnchen und andere Fremdkörper, die dann mit einer Schicht organischer Substanz überzogen werden können (275). Es gibt auch Statocysten, die nur mit einer Statolymphe oder mit Flüssigkeit aus dem umgebenden Medium angefüllt sind.

In den weitaus meisten Fällen fehlt nun noch der exakte physiologische Nachweis, daß es sich bei diesen Organen um spezifisch statische Sinnesorgane handelt, die neben dem optischen und dem Tastsinne die Lage und Bewegungen des Körpers regulieren, bei anderen Tieren hat das Experiment keine Anhaltspunkte für eine derartige Funktion ergeben, während sich insbesondere bei Krebsen und Cephalopoden, wie auch bei der Meeresschnecke *Pterotrachea* eine physiologische Bedeutung aufs deutlichste nachweisen ließ, die mit derjenigen der statischen Labyrinthorgane der Wirbeltiere in mehreren Beziehungen grundsätzlich übereinstimmt. Die Versuche ergaben hier Bewegungsstörungen beim Schwimmen und anderen Fortbewegungsarten bis zur völligen Unfähigkeit, die normalen Körperlagen wiederzugewinnen, als Ausfallserscheinungen nach Entfernung einer oder beider Statocysten, wie auch ferner einen wesentlichen Einfluß derselben auf den Tonus der Körpermuskulatur und auf die kompensatorischen Augenbewegungen.

Wieweit die erwähnten Ausfallserscheinungen durch den Wegfall von regulatorischen Sinneserregungen, die bei Lageveränderungen normalerweise von den Statocysten ausgehen, zu erklären waren, und wieweit sie in der Herabsetzung des von den Statocysten aus aufrecht erhaltenen Muskeltonus auf einer oder beiden Körperseiten und in der damit verbundenen Unsicherheit der Bewegungen ihre Ursache fanden, ist in den meisten Fällen bisher kaum diskutiert und in den wenigsten mit einiger Sicherheit entschieden worden.

Nur bei Krebsen ist es bisher gelungen, durch Lageveränderungen der Statolithen im Innern der Statocysten regulatorische Bewegungen hervorzurufen, aus deren Charakter sich die Richtigkeit der Statolithenhypothese erweisen ließ. Hier sind also die Statocysten mit Sicherheit als Statische oder Gleichgewichtssinnesorgane erkannt. Die adäquaten Reize für ihre Sinneszellen bilden die bei aktiven oder passiven Veränderungen der Lage des Körpers durch die dabei erfolgenden Verschiebungen der Körperachsen zur Schwerkraftrichtung hervorgerufenen Aenderungen oder Verlagerungen des von den Statolithen auf die Sinneszellen ausgeübten Druckes. Die hierdurch hervorgerufenen Erregungen werden reflektorisch auf

motorische Erfolgsorgane übertragen, die den Körper durch zweckmäßig angepaßte Bewegungen in eine Gleichgewichtslage zurückführen, in der dann jene Sinneszellen durch den gleichmäßigen Druck der Statolithen nicht mehr (oder in tonische) Erregung versetzt werden.

Für die Würmer und Echinodermen steht ein solcher experimenteller Nachweis noch völlig aus, wenngleich die statische Funktion der Lithocysten wenigstens für die Synaptiden theoretisch wahrscheinlich gemacht werden konnte.

Bei den Ctenophoren scheint sich das Statolithenorgan nach neueren Untersuchungen nicht im Sinne der Statolithenhypothese an der Regulation der Körperlagen und Bewegungen zu beteiligen.

Die einzigen bei Medusen angestellten Versuche hatten bezüglich der Statocysten ein völlig negatives Ergebnis, doch konnte auch hier ein gewisser Einfluß der Randkörper auf den Tonus der Muskulatur nach dem Ausfall der Experimente vermutet werden.

Eine besondere Stellung nehmen die unter den negativ geotaktischen Tieren allein bei den Nepiden (Insekten) nachgewiesenen spezifisch geotaktischen Sinnesorgane ein, bei denen an Stelle spezifisch schwerer Statolithen eine eingeschlossene Luftblase durch ihren Auftrieb bei Lageveränderungen des Körpers einen wechselnden Druck auf Sinnesborsten ausübt, der zum auslösenden Reize für die negativ geotaktischen Bewegungen der Tiere wird.

2. Gehörssinn.

Die Frage, ob die niederen Tiere hören im Sinne unserer Gehörsempfindungen, ist vom gegenwärtigen Standpunkte der vergleichend physiologischen Psychologie aus zu verneinen.

Daß der akustische Reiz bei Wirbellosen als spezifischer Sinnesreiz zu bezeichnen wäre, ist äußerst unwahrscheinlich. Spezifische Sinnesorgane (Gehörorgane), für die der akustische Reiz die adäquate Reizform darstellt, sind im Reiche der Wirbellosen bisher nicht mit Sicherheit nachgewiesen.

Auch läßt das bisher durch keine Untersuchung einwandfrei widerlegte gänzliche Fehlen irgendwelcher auf Schallreize hin eintretender spezifischer Reaktionen von biologischer Bedeutung als ausgeschlossen erscheinen, die Schallreize als adäquate Reizform oder spezifischen Sinnesreiz für die Wirbellosen zu betrachten.

Vom biologischen Standpunkte wäre es wohl denkbar, daß auch akustische Reize hier eine zweckmäßige Verwertung fänden, wenngleich es sich dabei für sämtliche im Wasser lebenden Formen jedenfalls um die biologisch am seltensten vorkommende der uns bekannten physiologischen Reizarten handeln würde. Für diese Tiere kommt es auch vielmehr darauf an, für geringe Erschütterungen und Bewegungen des Wassers reizbar zu sein, und dementsprechend ist auch ihr Tastsinn besonders entwickelt. Andere aber, wie etliche Insekten, produzieren selbst charakteristische Geräusche und Töne, denen der unbefangene Beobachter leicht eine Bedeutung für das Leben der betreffenden Arten zuzuschreiben geneigt ist.

So ist denn auch vielfach die Ansicht vertreten worden, daß Tiere, die selbst Laute hervorbringen, auch imstande sein müßten, solche zu hören. Mit Recht hat A. Lang (232) darauf hingewiesen, daß es dabei

ganz darauf ankomme, ob die Laute absichtlich oder unabsichtlich erzeugt werden und daß beispielsweise das Schnarchen noch keinen Beweis für eine Hörfähigkeit darstelle, und daß es weiter oft sehr schwer sei, zu entscheiden, ob die Tonproduktion absichtlich oder unabsichtlich vor sich gehe. Wir werden dieses psychologische Problem wohl überhaupt kaum zu lösen imstande sein und werden bei der Frage, ob Schallproduktion auch Hörvermögen voraussetze, zu bedenken haben, daß das akustische Phänomen auch eine nur zufällige oder biologisch unwichtige Begleiterscheinung eines bedeutsameren Vorganges sein kann, wie es in manchen Fällen, beispielsweise bei dem „Trompeter“ der Hummeln, der das Nest mit seinem Flügelschlage ventiliert, schon ziemlich erwiesen ist und wie es auch bei anderen physiologischen Erscheinungen, so unter anderen bei der Lichtproduktion, offenbar in vielen Fällen zutrifft.

Auch die physiologisch nachgewiesenen Schallreaktionen bei Wirbellosen lassen sich in der ganze Frage nicht als positive Ergebnisse betrachten, zumal, wie erwähnt, solche von biologischer Bedeutung noch nicht einwandfrei beobachtet wurden, und da es ferner methodisch unmöglich ist, akustische Reize von dem mechanischen Phänomen zu trennen, wie auch den Gefühlssinn bei den Versuchstieren vollkommen auszuschließen. Immerhin sind derartige Versuche als erster Anfang und zunächst als einziger Weg der physiologischen Untersuchung nicht ohne Bedeutung.

Reaktionen auf gewisse Schallreize lassen sich bei einer großen Reihe von Wirbellosen mit und ebenso ohne vermeintliches Gehörorgan beobachten, so bei Ctenophoren, Anneliden (Sabelliden, Serpuliden), *Ciona intestinalis*, Crustaceen und Insekten. Bei anderen, wie z. B. den Synaptiden und *Pterotrachea*, sind derartige Versuche völlig negativ ausgefallen. Von manchen Beobachtern wird die Wirkung der tieferen Töne besonders hervorgehoben oder als einzige bezeichnet, von anderen auch die Unwirksamkeit schalloser Schwingungen betont. Im allgemeinen sind die Angaben unbestimmt, häufig widersprechend und in den meisten Fällen infolge der methodischen Unmöglichkeit, akustische Reize von mechanischen zu trennen, nicht genügend einwandfrei, um die beobachteten Reflexbewegungen auch nur mit entfernter Wahrscheinlichkeit als Reaktionen auf das spezifisch akustische Phänomen der verwendeten mechanischen Reize zu erweisen.

Ueberdies ließ sich durch Versuche, z. B. an Ameisen, der Nachweis liefern, daß die eine Reaktion auslösenden Schallwellen nicht durch bestimmte spezifische Sinnesorgane (Gehörorgane) in Nervenerregung umgesetzt, vielmehr durch beliebige Körperteile übertragen und offenbar mittelst des Tastsinnes, oder wie er bei der großen Empfindlichkeit der Wirbellosen und besonders der Wassertiere oft nicht unzweckmäßig genannt wird, mittels des dem Tastsinne zuzurechnenden Erschütterungssinnes als Reiz aufgenommen werden.

Die akustischen Reize wirken hier demnach etwa in ähnlicher Weise wie bei labyrinthlosen Tauben.

B. Gehörssinn und statischer Sinn bei Wirbeltieren.

I. Allgemeine anatomische Vorbemerkungen.

Zur anatomischen Orientierung über den Bau der Labyrinthorgane mögen zunächst folgende, vorwiegend im Anschluß an WIEDERSHEIM (421) gegebene Bemerkungen dienen.

Das aus der ektodermalen Hörplatte entwickelte und durch das Ganglion acusticum mit dem Gehirn verbundene primitive Hörbläschen teilt sich in die Vestibulartasche und Cochleartasche. Aus der ersteren gehen die halbzirkelförmigen Kanäle, Ampullen, Utriculus und Sacculus, hervor. Der nicht in den Aufbau der halbzirkelförmigen Kanäle und Ampullen miteinbezogene Teil der Vestibulartasche bildet als Atrium einen gemeinschaftlichen Hohlraum, in den alle Komponenten des häutigen Labyrinthes einmünden und der allmählich durch die einwachsende Wand in Utriculus und Sacculus geteilt wird. Man unterscheidet schließlich am häutigen Labyrinth in seinem Grundplane (Fig. 27) die drei Bogengänge mit den Ampullen, Utriculus und Sacculus mit ihrem Recessus. Die Endigungen des N. vestibularis an den Cristae der Ampullen und an den Maculae des Sacculus und Utriculus sind bei allen Wirbeltieren durch die Auflagerung der als Otolithen oder Hörsteinchen bekannten Konkretionen ausgezeichnet, die vorwiegend aus kohlensaurem Kalk bestehen und, im Innern der den betreffenden Binnenraum auskleidenden Epithelzellen entwickelt und später frei geworden, die mannigfachsten Form- und Größenverhältnisse zeigen. Die größten und massivsten finden sich bei den Teleostiern. Sie stellen entweder eine durch das ganze häutige Gehörorgan hindurch zusammenhängende Masse dar oder sind gruppenweise angeordnet.

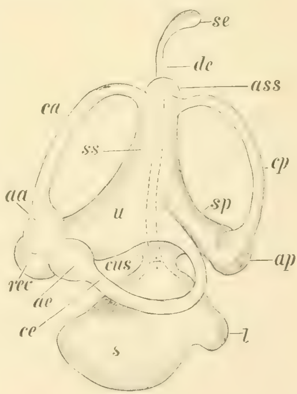


Fig. 27. Das häutige Labyrinth der Wirbeltiere. Halbschematisch nach WIEDERSHEIM. Rechte Seite. Von außen gesehen. *aa*, *ae*, *ap* Ampullen, *ca*, *ce*, *ep* Bogengänge, *c* Canalis utriculo-saccularis, *de*, *se* Ductus und Saccus endolymphaticus, wovon der erstere bei † aus dem Sacculus *s* entspringt, *l* Recessus sacculi (lagena), *rec* Recessus utriculi, *u* Utriculus.

Bogengänge, Utriculus und Sacculus reichen phylogenetisch ungleich weiter zurück als die übrigen Teile des häutigen Labyrinths, insbesondere als die erst viel später bei den Amnioten aus der Lagena entwickelte Cochlea und die Ausbildung der Papilla basilaris zum CORTIschen Organe. Hierbei gewinnen die Fasern des Ramus inferior des achten Hirnnerven als Nervus cochlearis eine morphologische Selbständigkeit, indem sich auch die ihnen zugehörigen Ganglienzellen als Ganglion spirale vom gemeinsamen Acusticusganglion abtrennen.

Bei den Fischen liegt das dem oben erwähnten Grundplane folgende Gehörorgan noch direkt unter den äußeren Schädeldecken. Die Schnecke ist nur durch einen kleinen knopfförmigen Anhang des Sacculus, die Lagena (Fig. 28), vertreten, die mit der Hauptmasse des Sacculus durch den Canalis sacculo-cochlearis in offener Verbindung steht.

Bei den Myxinoiden ist nur ein, bei den Petromyzonten nur zwei Bogengänge vorhanden.

Bei den Amphibien tritt eine weitere Nervenendigung, die Papilla basilaris lagenae, bei den Anuren auch zuerst eine Membrana basilaris im Sinne der höheren Wirbeltiere hinzu. Auch entwickelt sich bei den Anuren zuerst ein Mittelohr, Paukenhöhle, Trommelfell und Ohrtrompete.

Erst bei den Reptilien wächst dann die Schnecke immer weiter kanalartig zum Ductus cochlearis aus und erfährt schließlich bei Krokodilen und Vögeln eine Krümmung und schwache Spiraldrehung. Zugleich strecken sich die Membrana und Papilla basilaris mehr und mehr in die Länge und Scala vestibuli und tympani werden angelegt.

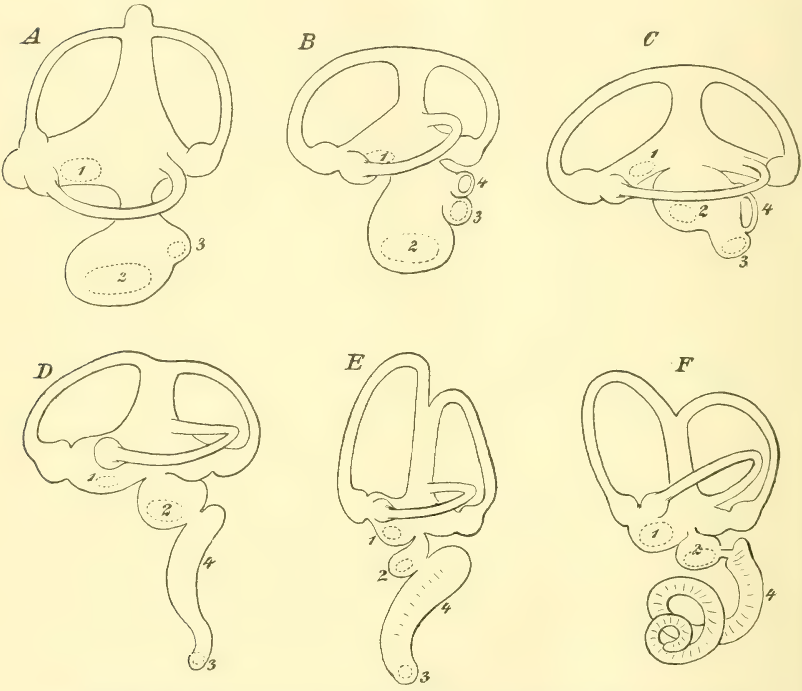


Fig. 28. Schema des linksseitigen Labyrinthes vom Knochenfisch (*A*), Frosch (*B*), Schildkröte (*C*), Krokodil (*D*), Vogel (*E*) und Säuger (*F*). *1* Macula utriculi, *2* M. sacculi, *3* M. lagenae, *4* Papilla basilaris. Ductus endolymphaticus fortgelassen. Aus HESSE.

Für die Säuger ist endlich die weitere Verlängerung und spiralige Aufwindung der Schnecke und die feinere histologische Differenzierung des darin enthaltenen Cochlearisendorganes charakteristisch, auch wird der schalleitende Apparat des Mittelohres im Gegensatze zu der einheitlichen oder in zwei Abschnitte geteilten Columella der Sauropsiden durch die Kette der gelenkig verbundenen Kammer, Amboß und Steigbügel, dargestellt.

II. Gehörssinn der Wirbeltiere.

1. Reaktionen auf Schallreize bei Fischen.

Mit der Frage nach den Reaktionen der Fische auf Schallreize kommen wir zu einem Problem, dessen experimentelle Bearbeitung sowohl hinsichtlich des Ausfalles der Versuche wie auch in ihrer Deutung vielfach zu widerstreitenden Anschauungen geführt hat.

Die alten Erfahrungen und Traditionen der Angler und Fischzüchter sprachen den Fischen ein Hörvermögen zu. Noch ältere Zitate nach ARISTOTELES, PLINIUS u. a. finden sich bei A. v. HALLER (168). Schon in dem „Complete Angler" des ISAAC WALTON (1653) werden Versuche von FRANCIS BACON erwähnt, wonach Karpfen durch das Schlagen einer Trommel herbeigelockt werden können. Wie KREIDL (223) berichtet, finden sich häufig Angaben, daß Fische zum Fange durch Trommeln, Schellen oder Geschrei angelockt wurden. Im Stift Kremsmünster in Oberösterreich wurden früher die Fische zur Fütterung zusammengetrommelt und später bis in die neueste Zeit wurde zur Fütterung geläutet. Wohl unabhängig von diesen europäischen Gebräuchen suchen auch in Japan die Fischer ihre Beute durch Trommeln und Klappern anzulocken.

Daß sich Fische durch den Ton einer Glocke oder die Stimme ihres Herrn zur Fütterung herbeirufen lassen, wie es schon von den Muränen des Crassus erzählt wird, findet sich auch bei OKEN (306) erwähnt.

Auch HUNTER (192) beschrieb bereits eine Beobachtung aus dem Jahre 1762, nach der die Fische in einem Teiche auf einen für sie unsichtbar abgegebenen Flintenschuß hin augenblicklich in der Tiefe verschwanden und erst nach einigen Minuten wieder zum Vorschein kamen. Er hielt das bereits 1610 von CASSERIUS und dann von GEOFFROY, SCARPA, COMPARETTI beschriebene innere Ohr der Fische für ihr Hörorgan; wie spätere Forscher allein aus dem Vorhandensein dieses Organes auf die Hörfähigkeit der Fische schlossen [J. MÜLLER, G. LANG (233), OWEN, GÜNTHER, ROMANES].

Nach der Beobachtung von BATESON (26), daß manche Fische auf starke Detonationen beim Felsensprengen wie auf Erschütterungen ihres Behälters mit plötzlichen Bewegungen reagierten, daß sie dagegen im Wasser erzeugte Klänge nicht beantworten, wenn sie nicht zugleich die Bewegungen der schallgebenden Körper sehen können, trat die Frage in ein neues Stadium der exakteren Behandlung, besonders durch die Untersuchungen von KREIDL (222, 223), die dieser zunächst an Goldfischen (*Carassius auratus*) ausführte. Sowohl bei den normalen wie bei den nach einem HENSENschen Kunstgriff durch Strychninvergiftung in einen Zustand erhöhter Reflexerregbarkeit versetzten Tieren fielen sämtliche Versuche, durch Töne oder Geräusche irgendwelche Reaktionen hervorzurufen, völlig negativ aus. Weder die aus der Luft zugeleiteten Schallreize wie die einer elektrischen Klingel, verschiedener Pfeifen oder großer Glocken, noch die im Wasser selbst erzeugten Töne schwingender Metallstäbe von verschiedener Dicke vermochten die Goldfische irgendwie zu beeinflussen, während jede Berührung der Metallstäbe oder des Aquariums besonders bei den strychnisierten Tieren zu krampfhaften Bewegungen führte.

Zu dem hier angewendeten Mittel der Erregbarkeitssteigerung muß freilich bemerkt werden, daß nach den Versuchen von Laqueur (235) selbst bei feinhörigen Warmblütern (Ratten, Tauben) auf der Höhe der Strychninvergiftung akustische Reize ganz versagen oder jedenfalls an Wirksamkeit hinter mechanischen Reizen zurückstehen. Die einzige Reaktion normaler Tiere erfolgte in Kreidls Versuchen beim Knall eines Revolvers, die vergifteten zuckten auch schon bei kräftigem Zusammenschlagen der Hände nahe des Behälters zusammen. Daß es sich hierbei jedoch nicht um Gehörsreaktionen, vielmehr um solche auf den mechanischen Erschütterungsreiz handelte, ergab sich aus dem Verhalten solcher Tiere, denen Kreidl das ganze Labyrinth mit den „Otolithen" und Gehörnerven operativ entfernt hatte und die in ganz gleicher Weise in der Strychninvergiftung auf Händeklatschen mit krampfhaftem Zusammenzucken antworteten.

Da hiernach auch die oft genannte Anlockung der Teichfische durch die Fütterungsglocke einer exakten Nachprüfung und höchstwahrscheinlich einer neuen Erklärung bedurfte, so benutzte Kreidl (223) die in dem Benediktinerstift Kremsmünster gebotene Gelegenheit, die physiologischen Grundlagen dieses alten Brauches zu ermitteln. Es wurde dort übrigens bemerkenswerterweise stets nur den Forellen geläutet, weil der Fischer sich schon selbst überzeugt hatte, daß die Karpfen den Glockenton nicht hören.

Schon die Art, in der sich die vom Läuten begleitete Fütterung abspielte, deutete auf den traditionellen Irrtum, der sich denn auch leicht als anthropomorphistischer Fehlschluß erweisen ließ. Der Fischer pflegte nämlich erst zu läuten, wenn er sich über das Steingeländer beugte und auch gleich den Tieren das Futter hinzuwerfen begann. Wenn er dagegen läutete, ohne sich den Tieren zu zeigen, so reagierten sie in keiner Weise auf den Glockenton, und ebensowenig, wenn man sich zeigte, dann aber wartete, bis sie, die Hoffnung auf Futter aufgebend, sich wieder zerstreuten, und wenn dann, für sie unsichtbar, die Glocke geschwungen wurde. Es waren also nur die optischen Reize und die Erschütterungen des Wassers beim Kommen des Fischers, die die Fische zur Fütterung riefen.

In den gleichen Irrtum scheint Rivera (353) verfallen zu sein, dessen Karpfen sich angeblich an seinen Ruf bei der Fütterung gewöhnten und auf ungewohnte Schallwirkungen anders reagierten als auf die ihnen bekannten.

Im Gegensatze hierzu bestätigte Brüning (72) wieder, daß Teichfische nicht auf Schreien, wohl aber natürlich auf die Erschütterungen des Uferbodens bei Fußtritten mit Fluchtbewegungen reagieren und daß Stichlinge im Aquarium sich nur durch dicht über dem Wasser erfolgendes Klatschen beunruhigen lassen. Zu einem ebenso negativen Ergebnis gelangte auch Marage (277), der mit *Gobio fluviatilis, Anguilla vulgaris, Esox lucius, Tinca vulgaris, Cyprinus carpio, Leuciscus rutilus* Versuche anstellte, indem er synthetische Vokale verschiedenster Tonhöhe und Stärke durch ein mit einer Gummimembran verschlossenes Kautschukrohr dem Wasser des Experimentierbassins zuführte. Die genannten Fische verhielten sich dabei ebenso indifferent wie im freien Wasser *Alburnus lucidus*, die sich einige Zentimeter von dem Rohre ent-

fernt hielten. Dabei konnte ein Taucher die Vokale noch auf 80 m Entfernung genau unterscheiden.

Die auch durch spätere Untersuchungen von LEE (446) gestützten Ergebnisse KREIDLS werden durch die Versuche von ZENNECK (441, 442) nicht erschüttert, der ebenfalls festzustellen versuchte, ob die Fische auf Tonschwingungen zu reagieren vermögen, wobei er unter „Tonschwingungen" solche elastische Wasserschwingungen versteht, deren Schwingungszahl und Dämpfung in demjenigen Gebiete liegt, innerhalb dessen Luftschwingungen vom menschlichen Ohre als Töne perzipiert werden.

Als Schallquelle benutzte ZENNECK eine elektromagnetisch betriebene große Glocke (14 × 17 cm), die bis zum Rande ins Wasser hinabgelassen wurde und deren Klang von einem ebenfalls unter Wasser befindlichen Beobachter in 50 m Entfernung eben noch gehört werden konnte. Die Versuche gingen in der Weise vor sich, daß die Versuchstiere, Flußfische (*Leuciscus rutilus*, *L. dobula*, *Alburnus lucidus*) an ihrem natürlichen Aufenthaltsort von einer Brücke aus beobachtet wurden und dabei die Glocke durch das für sie unsichtbare Schließen eines Kontaktes zum Erklingen gebracht wurde. Es ergab sich, daß die Tiere bis zu etwa 8 m Entfernung von der Glocke beim Ertönen derselben unruhig wurden, aus größerer Nähe, von etwa 3 m, schwammen sie blitzschnell von der Glocke weg. Bei öfterer Wiederholung der Versuche blieb die Reaktion allmählich ganz aus.

Auch hier entsteht wieder die Frage, ob nicht allein die mechanische Reizung die Reaktion hervorrief, oder ob auch spezifisch akustische Erregungsvorgänge eine Rolle spielten. Die „mechanischen Schwingungen" suchte ZENNECK freilich durch einen die Glocke umgebenden Eimer möglichst zu reduzieren. Die vorher beim Anschlagen der Glocke entstehenden starken Wasserwellen waren auch bei dieser Vorsichtsmaßregel nicht mehr „mit bloßem Auge" außerhalb des Eimers zu sehen, während die Glocke auch jetzt noch bis auf 50 m unter Wasser gehört werden konnte. Auch so aber fehlt bei der an anderer Stelle gebührend hervorgehobenen außerordentlich feinen Empfindlichkeit der Fische für alle Erschütterungswellen des Wassers jegliche Gewähr dafür, daß sie nicht durch die „mechanischen Schwingungen", sondern durch „Tonschwingungen" erregt wurden, wenn anders man überhaupt diesen Dualismus anerkennen will. ZENNECK hat auch keinerlei Ermittelungen über den Sitz der Reizaufnahme bei seinen Versuchen angestellt, so daß eine Beteiligung des inneren Ohres an der „Schallreaktion" der Fische dadurch in keiner Weise bewiesen wird. Doch auch die Vorfrage, auf deren Erledigung es ZENNECK lediglich ankam, ob nämlich überhaupt eine Reaktion eintrete, kann durch diese Versuche nicht als in positivem Sinne beantwortet betrachtet werden.

ZENNECKS Versuche haben denn auch schon mehrfach experimentelle und theoretische Kritik erfahren (KÖRNER, 214, 215, BEZOLD, 53) und mit der Nachprüfung von BERNOUILLI (41) fällt die Bedeutung derjenigen von ZENNECK schließlich vollkommen in sich zusammen. BERNOUILLI benutzte im Gegensatz zu ZENNECK eine sehr stabile Aufstellung der elektrischen Versuchsglocke und konnte auf das Läuten der ins Wasser tauchenden Glocke weder bei Forellen, noch einem jungen Aale und einigen Zandern, die sich

alle in ihrem natürlichen Milieu im Fluß bezw. am Seeufer befanden, irgendwelche Reaktionen beobachten. Auch mit schrillen Pfeifentönen, die durch ein Blechrohr ins Wasser geleitet wurden, ergaben sich bei Forellen und Aeschen keinerlei positive Resultate.

Versuche mit der elektrischen Glocke hatte auch Maier (272) angestellt, und zwar zunächst in Helgoland am Hering, *Gadus morrhua*, *Ammodytes lanceolatus*, *Trigla gunardus*, *Cottus scorpius*, *Rhombus maximus*, *Solea vulgaris*, *Pleuronectes platessa*, *Pl. flesus*, *Pl. limanda*, *Raja clavata*. Alle diese Seefische zeigten so wenig eine Reaktionsfähigkeit auf das Läuten der Glocke, wie in weiteren Versuchen die Karpfen, Weißfische, Barbe, Bitterling, Aal, *Macropus*, *Anabas*, *Osphromenus*.

Auch Maier glaubt jedoch bei einem Fische, dem Zwergwels, *Amiurus nebulosus*, Hörfähigkeit nachgewiesen zu haben, da dieses scheue Tier, das sich gern in den Tuffsteinhöhlen des Aquariums verbirgt, und auch bei Annäherung sofort flüchtet, auch bei Ausschluß jeden optischen Reizes stets blitzschnell verschwand, sobald in der Nähe, doch selbst noch in 5 m Entfernung, genügend stark in beliebiger Tonhöhe gepfiffen wurde. Die gleiche Reaktion trat auch auf lauten Zuruf ein.

Auch bei diesem unter den wenigen positiven Versuchen fehlt ein genügend exakter Ausschluß aller möglichen Einwände wie auch ein Hinweis darauf, ob die Reizaufnahme hier in einem spezifischen Sinnesorgane vor sich ging.

Genauer wurde diese Frage, soweit es experimentell und operativ möglich erschien, in den Versuchen berücksichtigt, die Parker (311, 312) an einem Seefische, *Fundulus heteroclitus*, anstellte und wonach gewisse Reaktionen des Fisches auf die dem Wasser von tönenden Instrumenten mitgeteilten Schwingungen nur bei intaktem innerem Ohre erfolgten. Das innere Ohr von ***Fundulus*** besteht wie das der meisten Teleostier aus den 3 Bogengängen und einem weiten Sacculus, an dessen hinterem Ende sich eine gut entwickelte Lagena befindet (s. Fig. 28). Der dünnwandige Sacculus enthält einen flachen Otolithen von beträchtlicher Größe, der manchmal aus zwei auf das vordere Ende und die Mitte verteilten Stücken besteht. Die Lagena enthält ebenfalls einen Otolithen. Als Nervenendigungen des achten Hirnnerven finden sich die ausgedehnte Macula acustica sacculi, eine gut entwickelte Papilla acustica lagenae, wie auch die drei cristae acusticae ampullarum. Ob auch eine macula neglecta hier vorkam, blieb für Parker unentschieden.

Fig. 29 zeigt die Lage des Otolithen wie auch die Austrittsstellen des fünften und siebenten (bei V) Hirnnerven. Die entsprechenden Durchschneidungsstellen dieser wie auch des achten und des Nerven der Laterallinie (X) sind in Fig. 30 und 31 angedeutet. Mittelst der Durchschneidung des V. und VII. Hirnnerven konnte die Hautsensibilität, mittelst der Durchtrennung des X. die spezifische Empfindlichkeit für Wasserbewegungen aufgehoben werden.

Die Schallzuführung geschah in Parkers Versuchen in der Weise, daß die Schwingungen einer Baßgeigensaite (40 pro Sek.) oder einer elektromagnetischen Stimmgabel (128 pro Sek.) sich zunächst einem Brett, auf dem sie angebracht waren, und durch dieses, das einen

Teil der Aquariumswand bildete, dem Wasser mitteilten. Bei dem Anzupfen der Saite geriet das ganze Aquarium mitsamt dem Tische, auf dem es stand, in leises Zittern, und die auf der Wasseroberfläche sichtbaren Wellen waren noch in 8 cm Entfernung mit der Hand zu fühlen.

Auf derartige „akustische" Reize zeigte *Fundulus* nun noch bei 75 cm Entfernung von dem Schallbrett eine regelmäßige Reaktion, die in Bewegung der Brustflossen, ferner in Beschleunigung der Atembewegungen und bei starker Erregung in satzartiger Vorwärtsbewegung bestand. Daß diese Reaktionen nicht durch jene großen sich auf der Oberfläche nur bis zu einer gewissen Tiefe fortpflanzenden Wellen hervorgerufen wurden, schließt Parker daraus, daß diese nach seinen Messungen 25 cm in 1,2 Sekunden durchliefen,

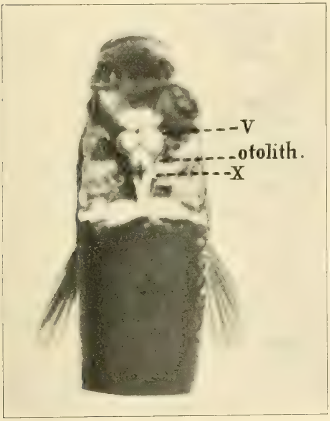


Fig. 29.

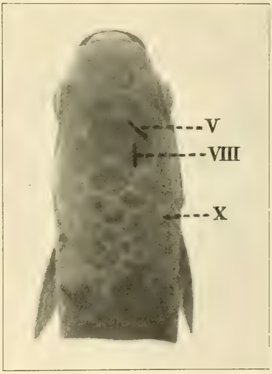


Fig. 30.

Fig. 29. Dorsale Ansicht des Gehirns von *Fundulus heteroclitus*. Nach Parker.
Fig. 30. Durchschneidungsstellen des 5., 8. und 10. Hirnnerven bei *Fundulus heteroclitus*. Nach Parker.

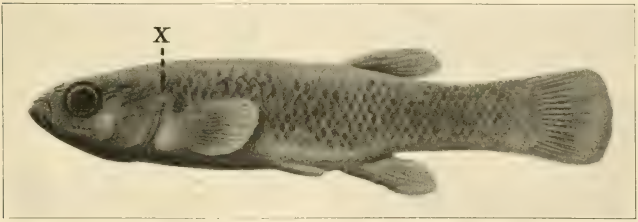


Fig. 31. *Fundulus heteroclitus*. Durchschneidungsstelle des Lateralnerven. Nach Parker.

während die Reaktionszeit (auf 75 cm Entfernung) weniger als 0,2 Sekunden betrug. Daraus schließt Parker auf die eigentliche Schallbewegung als Reizquelle.

Für die biologische Bedeutung dieser Reizbeantwortung sprachen Versuche im freien Teiche, bei denen die Schallreflexion an den Aquariumswänden wegfiel, und wobei auf 50 cm von dem Schallbrett die Reaktionen prompt erfolgten.

Nach der operativen Entfernung des inneren Ohres oder Durchschneidung der achten Hirnnerven erfolgte nun bemerkenswerterweise diese sonst regelmäßige Reflexbewegung nur noch, und auch nur schwach, in 18 Proz. der Versuche, während sie nach Durchschneidung des V. und VII. wie des X. Hirnnerven und des Rückenmarks in Höhe des 4. oder 5. Wirbels, also nach fast völliger Aufhebung der Hautsensibilität und der spezifischen Empfindlichkeit für Wasserbewegungen und Erhaltung der motorischen und sensorischen Intaktheit nur bis zur Brustflosse, noch in 94 Proz. der Beobachtungen, die auch jetzt frühestens 24 Stunden nach der Operation angestellt wurden, eintrat.

Zu den gleichen Ergebnissen führten auch unter Parkers Aegide ausgeführte Untersuchungen von Bigelow (54), der mit der gleichen Methodik u. a. bei Goldfischen fand, daß von den normalen Tieren 78 Proz. auf die dem Aquarium durch die eine hölzerne Wand zugeleiteten Schwingungen einer elektromagnetischen Stimmgabel (100 Schwingungen) mit Flossenzittern reagierten, und daß auch nach Durchschneidung des V. und VII. Hirnnerven wie des Rückenmarks dicht unter der Medulla oblongata in 80 Proz. reagiert wurde, während nach Durchschneidung des VIII. Nerven in keinem Falle mehr eine unzweifelhafte Reaktion zu beobachten war. Wenn das innere Ohr außer Lagena und Sacculus zerstört wurde, verhielten sich die Tiere gegenüber jenen Reizen noch ziemlich normal.

In einer späteren Arbeit über Schallreaktionen bei Haifischen (*Mustelus canis*) kommt Parker (315) zu dem Schlusse, daß Schallreize sowohl auf das Gehörorgan wie auch auf Organe des Hautsinnes einwirken sollen, da Durchschneidung des V., VII. und X. Nerven die Reaktionsfähigkeit nicht verändert, während die des VIII. sie auf den dritten bis vierten Teil herabsetzt.

Nach all diesen Versuchen wäre allerdings die Erregbarkeit für Schwingungen bestimmter Art im Gehörorgan lokalisiert, und zwar genauer in dem aus Sacculus und Lagena bestehenden Teile desselben.

Wenn hiernach also der VIII. Hirnnerv, auch bei den Fischen, der Gehörnerv sein würde, so ist es dagegen nicht verständlich, wie dann nach Durchschneidung desselben bei Haifischen in Parkers Versuchen die Reaktionsfähigkeit auf Schallreize nur herabgesetzt sein konnte, wo sie doch danach völlig aufgehoben sein müßte.

Im übrigen werden wir uns bei dem Versuchsergebnisse von Parker an die Worte von A. Lang (232) erinnern: Sollte aber auch nachgewiesen werden, daß etwa gewisse Fische für Schallwellen sehr empfindlich seien, so wäre es immer noch wahrscheinlicher, daß sie dieselben vermittelst des mit dem Tastsinne

verwandten Erschütterungssinnes wahrnehmen und nicht etwa hören[1]).

Im negativen Sinne fielen wieder die Stimmgabelversuche von LAFITE-DUPONT (229) aus, der Stimmgabeln mit 32—4096 Schwingungen verwendete und beim Aufsetzen des Stimmgabelfußes auf das Glasbassin oder den darunter befindlichen Tisch an Selachiern (Hundshai und Zitterrochen) wie an Knochenfischen (Seezunge, Meeräsche, roter Seehahn) keine Bewegungen beobachten konnte, wenn er die Schwingungen durch den zwischen Stimmgabelfuß und Bassinwand gebrachten Finger dämpfte. Gegen direkte Berührung mit dem Stimmgabelfuß wie gegen Beklopfen der Gefäßwände zeigten sich die Fische jedoch sehr empfindlich.

Eine besondere Stellung hinsichtlich der hier erörterten Frage nach der Schallperzeption der Fische gebührt den Arbeiten von PIPER (320—323), dem es gelang, von dem Labyrinth des Hechtes und Aales bei Schallreizung Aktionsströme abzuleiten.

Das zu diesen Versuchen dienende überlebende Präparat wurde in der Weise gewonnen, daß der Kopf des dekapitierten Tieres median durchschnitten und vom Gehirn befreit wurde. Da der Perilymphraum am Sacculus und Utriculus bei den meisten Fischen nach dem Schädelcavum zu nicht durch Knochen oder Knorpel, sondern nur durch dünne durchsichtige Membranen abgeschlossen ist, so liegt bei solchen beim Hechte 5—6 Stunden lang überlebenden Präparaten der Sacculus mit seinem großen Otolithen wie auch der Otolith des Recessus utriculi leicht zugänglich vor,

Wurden nun bei einem solchen, stets in Wasser getauchten Präparate unpolarisierbare Elektroden an den großen Otolithen und eine nahe gelegene indifferente Stelle der Schädelinnenfläche angelegt, so ließ sich sowohl zu einem sehr empfindlichen DEPREZ-D'ARSONVALschen Galvanometer (1906) wie auch zum Saitengalvanometer (1910) ein Ruhestrom ableiten, dessen Richtung ein negatives Potential des Labyrinthes im Vergleich zu dem seiner Umgebung ergab. Nur am ganz frischen Präparat verhielt sich, falls die andere Elektrode an den Acusticusquerschnitt gelegt wurde, dieser negativ im Vergleich zum Otolithen.

Nun wurden Schallschwingungen mittels einer in etwa 5 cm Entfernung in das Wasser eingetauchten KLEINschen Membranpfeife (211) zugeführt, die unter Wasser 260 Grundschwingungen pro Minute gab. Bei diesem Instrumente kann die durch das innere Rohr eingeblasene Luft durch das äußere wieder entweichen, indem die das äußere verschließende Gummimembran abgedrängt wird, wie es beim Anblasen periodisch erfolgt und zum Hervorbringen des Tones führt.

Bei derartiger Schallreizung erfolgte nun stets eine positive Schwankung des normal gerichteten Ruhestromes, also Zunahme der Negativität am Otolithen. In der sich hierdurch dokumentierenden Erregung des Otolithenorganes liegt die prinzipielle Bedeutung dieser Versuche. Die Aktionsströme erwiesen sich als um so

1) Anm. bei der Korrektur: In neueren Versuchen konnte PARKER die Beteiligung des Hautsinnes bei der Reaktion von *Mustelus* auf die durch den tönenden Schlag eines Pendelgewichtes gegen die Aquariumswand hervorgebrachten Reize ausschließen, wie auch die Notwendigkeit der Intaktheit des achten Hirnnerven erweisen.

größer, je größer die Schalleinwirkung war. Es genügten aber schon sehr schwache Töne, wie auch leises Beklopfen der Glaswände des Bassins. Wenn auch in der letztgenannten Art der Schallerzeugung wieder eine adäquate mechanische Reizung für die Fische gesehen werden könnte, so erscheint es demgegenüber besonders bemerkenswert, daß weder Erschütterungen der Tischplatte, noch gröbere durch Umrühren des Wassers hervorgerufene Wellenbewegungen, also schalllose mechanische Reize, Aktionsströme hervorriefen.

Die bei leisem Drucke mit einem Glasstäbchen auf den Otolithen nicht stets, wohl aber öfters als Ausdruck der Druckschädigung zu beobachtenden elektromotorischen Wirkungen, zeigten einen völlig andersartigen Verlauf, indem sie fast niemals mit dem Aufhören des Druckreizes wieder zurückgingen und auch nach wenigen Wiederholungen wohl infolge dauernder Zerstörung ausblieben.

Leider ist in Pipers Mitteilungen nichts über ähnliche Versuche mit Ableitung von dem anderen leicht zugänglichen Otolithenorgan, dem des Recessus utriculi, zu finden, und es entsteht dadurch eine Lücke in der exakten Grundlage für die von Piper gezogene Verallgemeinerung, daß die Schallerregbarkeit des Fischlabyrinthes, „d. h. der Otolithen- und Ampullensinnesorgane“ nicht länger bezweifelt werden könne (323), und daß entgegen der Mach-Breuerschen Theorie „das Labyrinth in allen seinen Teilen als Hörorgan zu betrachten“ sei (322). Jedenfalls darf aber als wichtige Errungenschaft der Piperschen Versuche die Tatsache festgehalten werden, daß bei gewissen Fischen das Otolithenorgan des Sacculus bei Zuführung von Schallreizen durch das Wasser eine Zunahme der Elektronegativität aufweist, die wohl zweifellos einem nervösen Erregungsvorgange entspricht.

Der Schlußfolgerung, daß das Labyrinth der Fische nun als Hörorgan nachgewiesen sei, werden wir uns dagegen nicht anschließen dürfen, solange wir uns nicht berechtigt sehen, von einer Hörfähigkeit der Fische zu sprechen.

In diesem Zusammenhange sind die Bemerkungen Edingers (113) von Interesse, der aus hirnanatomischen Gründen darauf hinweist, daß es bei den Fischen in Anbetracht des alleinigen Besitzes eines Paläencephalon und des Fehlens des großen Assoziationsapparates a priori gar nicht zu erwarten sei, daß sie Sinnesperzeptionen, die das freie Tier niemals treffen, irgendwie identifizieren und mit Bewegungen beantworten sollten. Man müsse fragen, was hören die Fische? und zur Beantwortung nur biologische und nicht fremdartige physikalische Reize anwenden.

In ähnlichem Sinne bezeichnet es Winterstein (422) bei dem unter physiologischen Bedingungen anscheinenden Fehlen akustischer Reize für einen großen Teil der Wassertiere a priori als unwahrscheinlich, daß sich zur Aufnahme solcher Reize besondere Organe ausgebildet haben sollten, und will das Labyrinth der Fische erst dann als Gehörorgan anerkannt wissen, wenn bei ihnen unter physiologischen Bedingungen auftretende charakteristische Schallreaktionen von biologischer Bedeutung festgestellt sind.

2. Wirkung akustischer Reize bei Amphibien.

Aus anatomischen Gründen kann es als zweifellos erscheinen, daß die akustische Funktion des Labyrinthorganes beim Frosche gut

entwickelt sei (Gaupp, 149, Bd. 3, p. 751). Auch aus biologischen Gründen sollte man wohl erwarten, und hat es anscheinend auch stets so angenommen, bei so laut musizierenden Tieren eine Beeinflussung durch die selbst produzierten oder ähnliche Schallreize physiologisch leicht nachweisen zu können. Direkte Reaktionen auf Schallreize haben sich indessen hier nicht nachweisen lassen. Merzbacher (287) und Ewald konnten keine Beinbewegungen als Reaktion auf Töne oder Froschquaken bemerken, und auch Yerkes (431, 435) fand in ausgedehnten Beobachtungen beim Laubfrosch (*Rana clamitans*), Ochsenfrosch (*R. catesbiana*) und Leopardfrosch (*R. pipiens*) in Freiheit und im Laboratorium keinen Beweis motorischer Reaktionen auf Töne, doch verriet sich eine Reizwirkung dabei durch die Aenderung der Atmung und durch Beeinflussung der Reaktionen auf andere Reize.

Eine unmittelbare Reizwirkung konnte auch Laqueur (235) selbst während der Erregbarkeitssteigerung durch Strychninvergiftung an Temporarien und Esculenten zu verschiedenen Jahreszeiten nicht in bemerkenswerter Weise feststellen. Während die kleinste Berührung und selbst Anhauchen zur Auslösung des Tetanus genügten, ließ sich durch Pfeifen, Klingeln, Händeklatschen, Froschquaken nur bei 20 von 70 Tieren ganz vereinzelt einmal ein Krampf erzielen.

Die mit großer logischer Konsequenz durchgeführten Untersuchungen von Yerkes begannen mit der Beobachtung, daß es niemals gelingt, am Rande eines Teiches Frösche in seine Nähe zu bekommen, wenn an derselben Stelle vorher ein Frosch ins Wasser gesprungen war. Dieses Ereignis bildet für die Tiere offenbar ein Warnungszeichnen. Ob dabei freilich das Geräusch (sound), wie Yerkes meint, oder die grobe Wasserbewegung oder das optische Phänomen perzipiert wird, ist noch eine offene Frage. Da die Tiere stets bei plötzlichen Bewegungen eines vorher ruhigen Beobachters flüchten, scheint das letztere der Fall zu sein. Wenn in der natürlichen Umgebung der Frösche in nächster Nähe die verschiedenartigsten lauten und leisen Töne erzeugt wurden oder das Quaken nachgeahmt wurde, so erfolgten dagegen niemals motorische Reaktionen oder andere Zeichen der Beunruhigung.

Bei der Flucht vor dem Feinde spielen für den Frosch also jedenfalls keine akustischen, wohl aber optische Reize eine Rolle. Offenbar vermögen aber die Frösche einander quaken zu hören. Denn wie das Quaken eines einzelnen bald durch das Einstimmen der anderen zu einem Massenkonzert anschwillt, so hören nach Yerkes' Angaben auch die anderen auf, wenn ein Mitglied des Chores plötzlich verstummt. (Das Einstimmen der anderen könnte auch durch die gleichen Bedingungen und Reize ausgelöst sein, wie das Quaken des zuerst beginnenden Frosches. Daß bei Verstummen eines einzelnen auch die übrigen aufhören, ist wohl etwa auf eine von Nachbar zu Nachbar weitergegebene Bewegung [Warnungszeichen] zurückzuführen und nicht in dem Sinne zu verstehen, daß der geringe Intensitätsunterschied bei Wegfall eines Chormitgliedes perzipiert wird.) Das hierin liegende Phänomen der Bewegungshemmung infolge von Schallreizung wie die dadurch hervorgerufene Beeinflussung sonstiger Reaktionen bildete den Gegenstand weiterer Versuche von Yerkes, nachdem zunächst noch festgestellt war, daß die Atembewegungen durch Töne verändert und die Versuche, ein

bewegtes Objekt zu erhaschen, durch den Ton einer Stimmgabel verstärkt wurden.

Zur Untersuchung des Einflusses akustischer Reize auf die Beantwortung mechanischer Reize diente die in Fig. 32 wiedergegebene höchst sinnreiche nach Merzbacher (287) modifizierte Versuchsanordnung. Die Gehör- und Tastreize wurden dabei durch ein schwingendes Pendel (*P*) ausgelöst, das durch einen Magneten (*a*) festgehalten wurde, bis der Experimentator den Strom unterbrach. Nach Beginn der Bewegung drehte das Pendel den Schließer (*m*) um und schloß so den Strom, der den akustischen Reiz hervorrief; in einer späteren Phase der Bewegung wurde der Schließer (*n*) gedreht und der Tastreiz in der Weise appliziert, daß der Magnet (*e*) den Arm des Hebels (*l*) losließ. Durch Verschieben des Schließers (*n*) konnte das Intervall zwischen beiden Reizen von 0—2" variiert werden.

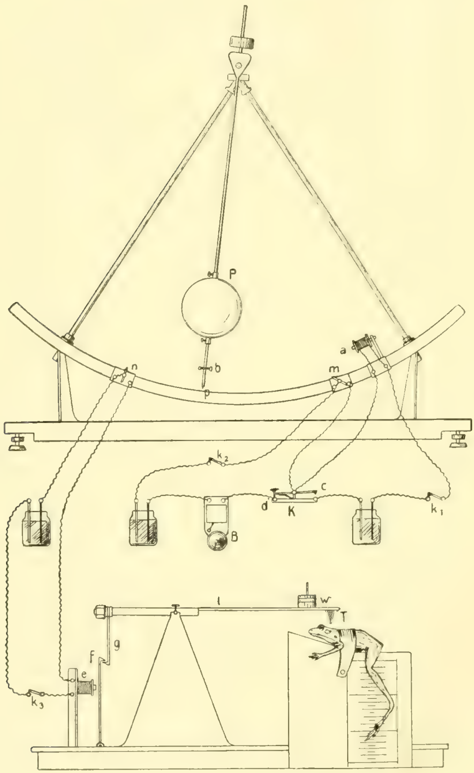


Fig. 32. Versuchsanordnung von Yerkes. Nach Yerkes.

Der akustische Reiz bestand entweder als Momentanreiz in einem raschen Hammerschlage oder als Dauerreiz in dem Erklingen einer elektrischen Glocke, die in 80 cm Entfernung von dem Frosche, um Erschütterungen des Tisches zu vermeiden, am Rahmen des Pendels aufgehängt war.

Der mechanische Reiz wurde durch den Gummikegel (*T*) bei Loslassung des Hebels zwischen den Trommelfellen appliziert; seine Stärke konnte durch Aenderung des Gewichtes (*W*) variiert werden.

Der Ausfall der Reaktion auf den allein oder nach dem akustischen Reize einsetzenden mechanischen Reiz wurde durch Verfolgung des

Schattens des reagierenden Beines und Ablesung der Größe der Bewegung auf einer Skala bestimmt.

Die Versuchstiere, *Rana clamitans*, wurden in einem sattelförmigen Träger befestigt und durch eine mit Leinwand überzogene Drahtmütze vor optischen Reizen geschützt.

Die Durchschnittswerte aus einer großen Anzahl von Einzelversuchen ergaben nun, daß die Reaktionen auf Tastreize durch akustischen Reiz entweder verstärkt (gebahnt) oder abgeschwächt (gehemmt) oder gar nicht beeinflußt werden können. Die Vergrößerung der Reaktion betrug bei gleichzeitigem Momentanreiz 50—100 Proz. der mittleren Reaktionsgröße auf mechanischen Reiz allein. Wird der akustische Momentanreiz vor dem taktilen ausgeübt, so wird Bahnung bewirkt, deren Größe abnimmt, bis das Intervall zwischen beiden Reizen 0,35" beträgt. Dann hat der Schallreiz offenbar keinen Einfluß mehr. Wird derselbe indessen noch früher appliziert, so daß das Intervall 0,35—0,9" beträgt, so tritt eine Hemmung ein, die ihr Maximum bei 0,4—0,6" hatte. Bei 0,9" veränderte der erste Reiz die Wirkung des zweiten nicht mehr.

In ganz ähnlicher Weise rief der akustische Dauerreiz das Maximum der Bahnung hervor, wenn die mechanische Reizung 0,25" nach Beginn desselben erfolgte. Bis 1,2" hielt die Verstärkung an, von hier bis 1,8" trat Hemmung ein.

Da sich bei den Männchen die Verstärkung, bei den Weibchen die Hemmung der Reaktionen als stärker und dauernder erwies, zieht Yerkes den Schluß, daß die Männchen durch gewisse Schallreize zur Aktivität angeregt werden, während diese bei den Weibchen durch ähnliche Schallreize herabgesetzt wird. Im Gegensatze zu den im April und Mai angestellten Versuche war die Beeinflussung besonders der Männchen im Dezember eine viel unregelmäßigere und schwächere.

Die gleiche Interferenzmethode benutzte Yerkes nun mittels einer aus Fig. 33 ersichtlichen Anordnung weiter, um der Frage näher zu treten, ob in der Luft erzeugte Schallreize auch auf unter Wasser

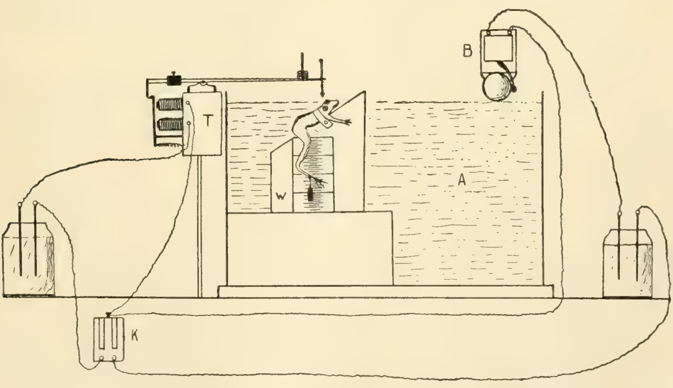


Fig. 33. Versuchsanordnung von Yerkes. Nach Yerkes.

befindliche Tiere einwirken. Das Gesamtergebnis war, daß die motorischen Reaktionen des Frosches auf mechanische Reize durch in der Luft erzeugte Schallreize nicht nur beeinflußt werden, wenn sich das Tier in der Luft befindet, sondern ebenfalls wenn die Trommelfelle halb oder ganz unter Wasser tauchen und endlich auch, wenn das ganze Tier 4 cm tief ins Wasser versenkt ist.

Von besonderer Bedeutung war es, daß sich außer den genannten Schallreizen wie fernen Wassergeräuschen, Tönen von 50—1000 Schwingungen pro Sekunde (Stimmgabel, Galton-Pfeife, Appunnsche Pfeife), und der menschlichen Stimme, auch das Quaken der drei zur Beobachtung herangezogenen Froscharten in dem oben besprochenen Sinne als wirksam erwiesen, wodurch die biologische Bedeutung dieser Reaktionsfähigkeit der Frösche auf Schallreize erwiesen erscheint.

Im gleichen Sinne spricht auch die von Edinger (113) mitgeteilte Beobachtung von Böttcher, wonach sich der Laubfrosch durch Töne, die in der Höhe etwa mit seinem eigenen Quaken übereinstimmen, anlocken läßt. Auch für gewisse Kröten (Arten nicht genannt) scheinen die von Courtis (93) am Ufer des Michigansees angestellten Beobachtungen auf die natürliche Bedeutung der Schallperzeptionsfähigkeit dieser Tiere hinzuweisen. Courtis sah während der Paarungszeit die Weibchen auf den durchdringenden, meist 15 bis 20 Sekunden anhaltenden Trillerruf des Männchens heranschwimmen, und auch wenn sie immer wieder getrennt wurden, kamen sie selbst aus 40 Fuß Entfernung und meist gleich in der rechten Richtung schwimmend heran, wenn sie am Lande sitzend den Hochzeitsruf hörten. Wenn sie sich in Gruppen befanden, reagierten sie noch stärker. Auch die Männchen kamen auf den Ruf der anderen heran.

Yerkes ist endlich auch die Antwort auf die Frage nach dem Orte der Schallreizaufnahme nicht schuldig geblieben, indem er seine Versuchsergebnisse nach operativer Verstümmelung der Gehörorgane nachprüfte.

Herausschneiden der Trommelfelle hatte keinen Einfluß als eine gewisse Herabsetzung der allgemeinen Reaktionsfähigkeit.

Auch nach Entfernung der Trommelfelle mitsamt der Columella (Plektrum Gaupp, 149, p. 741) blieb die Veränderung der mechanischen Reaktionen durch Schallreize bestehen.

Bei 4 Ochsenfröschen, bei denen nach Durchschneidung des achten Hirnnerven die Reaktionsfähigkeit auf mechanische Reize erhalten geblieben war, ließ sich eine Wirkung der Schallreize nicht mehr beobachten, obwohl ein Tier noch 4 Wochen lang öfters untersucht wurde.

Hiernach wäre die Aufnahme der Schallreize beim Frosche offenbar tatsächlich auf das innere Ohr beschränkt, und man wird zugeben dürfen, daß gewisse Frösche in ihrem Gehörorgane akustische Reize aufnehmen, durch welche die Reaktionen auf andere Reize beeinflußt (Yerkes) und vielleicht auch direkte Reaktionen (Courtis) ausgelöst werden.

Eine auf physiologischer Grundlage beruhende Hörtheorie kann für den Frosch wohl noch kaum aufgestellt werden. Doch findet sich bereits bei Kreidl und Gaupp (149, p. 751) eine Betrachtung über die Wege, auf denen die Schallschwingungen zu der vielleicht nicht

durch die statische Funktion des Labyrinthes in Anspruch genommenen Macula neglecta und Papilla basilaris gelangen könnten. Bemerkenswert ist jedenfalls die Beobachtung von YERKES, wonach auch der Frosch zur Schallaufnahme seines Mittelohres nicht bedarf[1]).

3. Reaktionen auf Schallreize bei Reptilien.

Wie bei den Amphibien so scheint auch bei den Reptilien ein überraschender Mangel an exakten Prüfungen der Schallreaktionsfähigkeit zu bestehen. Auch hier besteht zwar noch keine Acusticus-Rindenverbindung, wie EDINGER hervorhebt, die bedeutsame Schallreaktionen als Anpassungserscheinungen zuließen oder wahrscheinlich machten, und Untersuchungen im Sinne derjenigen von YERKES am Frosche sind hier nicht angestellt worden. Immerhin muß es doch dem unbefangenen Urteil auffällig erscheinen, daß diese Tiere, deren Vertreter uns aus der freien Natur wie aus Schausammlungen geläufig sind, keine Schallreaktionen aufweisen sollen. Wenn berichtet wird, daß **Schlangen** keine Reaktionen auf Töne zeigen (LENZ, s. 52, Bd 71, p. 284), und daß selbst das Quieken einer Maus oder das Geräusch eines auffliegenden Vogels eine hungrige Schlange kalt läßt (THOMASSINI, s. EDINGER, 113), so braucht letzteres noch nicht beweisend zu sein, da viele Schlangen sich erst dann auf die Beute zu stürzen pflegen, wenn sie in bestimmter Richtung auf sie zukommt, auch glaubt EDINGER gesehen zu haben, daß eine Schlange auf das Rascheln einer Maus reagierte.

Auch die aus den Schaustellungen der Schlangenbeschwörer mit der ägyptischen Brillenschlange (*Naja haje*) bekannten Erscheinungen sind bisher wohl immer auf die Schallreaktionsfähigkeit dieser Tiere zurückgeführt worden. Wie die Erfahrungen mit den Glockenzeichen bei Fischen lehren, sind dergleichen laienhafte Beobachtungen zwar nicht immer so zu deuten, wie sich zunächst erwarten läßt, und auch die bestätigende Angabe von BEYER (52, Bd. 71, p. 284), daß die ohne Wissen des Hani (Beschwörers) entschlüpften *Haje* wieder in ihr Körbchen zurückkehrten, sobald er seine Pfeifentöne oder Blasegeräusche erschallen ließ, schließt nicht die Wirkung optischer Reize aus. Beweisender erscheint es vielleicht, daß die Tiere auf diese Klänge auch aus ihrem Körbchen hervorkommen, und daß sich die Inder beim Fange der Schlangen auch der Pfeifentöne bedienen sollen, um die Tiere aus ihrem Versteck hervorzulocken. Eine exakte Prüfung würde auch hier eine Lücke ausfüllen[2]).

Von **Eidechsen** berichtet LAQUEUR (235), daß es einigemale gelang, sie während der Strychninvergiftung durch Schallreiz in Tetanus zu bringen[3]).

Von **Schildkröten** wird erzählt (SIEGWART, s. EDINGER, 113), daß sie regelmäßig in der Richtung nach einer Militärmusik gewandert

---

1) Es dürfte zweckmäßig sein, die Bezeichnung Mittelohr für die betreffenden Teile beim Frosche beizubehalten, wenngleich, wie GAUPP bereits hervorhebt, ihm kein äußeres Ohr zukommt.

2) In einigen vorläufigen Versuchen konnte ich bei Ringelnattern als Reaktion auf den lange angehaltenen Ton einer kleinen Trompete öfters große Erregung, bedeutend verstärkte Atmung und Fauchen, wie auch lebhafte Kriechbewegungen beobachten.

3) Ich konnte bei lebhaften Exemplaren verschiedener Eidechsenarten keine Reaktionsbewegungen auf verschiedenartige Schallreize bemerken.

seien. Daß sie es bemerken, wenn etwas ins Wasser fällt, kann, solange es nicht anders bewiesen ist, auf Erschütterungs- oder wie beim Frosch auf optische Reize zurückgeführt werden. Darwin spricht der Elefantenschildkröte das Hörvermögen ab, da er sich diesen Tieren bis auf nächste Nähe unbemerkt nähern konnte, während nach Audubon die Seeschildkröten auf die geringsten Geräusche hin vom Lande ins Wasser fliehen (52).

Bei der Sumpfschildkröte (*Emys lutaria*) habe ich das Verhalten bei verschiedenartigen Schallwirkungen geprüft. Es handelt sich um ein Tier, das sich gegen optische Reize äußerst empfindlich zeigte und den Kopf stets prompt und schnell nach Art einer Fluchtbewegung zurückzog, sobald ich plötzlich die Hand an dem Bassin vorbeibewegte oder sie plötzlich vor seinem Kopfe wegzog. Wurden nun dem Tiere die Augen mit schwarzem Papier und Leukoplast zugeklebt, so ließ sich nach dem Aufhören der anfänglichen Versuche des Tieres, den Verband abzustreifen, unter Ausschluß der optischen Reflexe die Wirkung von Schallreizen prüfen. Doch verliefen die Beobachtungen völlig negativ, und es konnte weder irgendeine Bewegung etwa des Kopfes als Schallreaktion noch ein hemmender oder beschleunigender Einfluß auf die sonstigen Bewegungen bemerkt werden. Als Schallreize wurden schrille Signalpfeifen, die dicht über dem Tiere angeblasen, und Stimmgabeln verschiedenster Schwingungszahl, die tönend seinem Kopfe genähert wurden, wie auch eine Kindertrompete verwendet. Selbst das Aufsetzen schwingender Stimmgabeln auf den Rückenpanzer erwies sich als wirkungslos, obwohl sich dabei ein überraschendes Phänomen ergab, das sich leicht für die Annahme einer besonders leichten Schallaufnahme bei Schildkröten verwerten ließe. Der Panzer erwies sich nämlich als ein vortrefflicher Resonanzboden, so daß noch fast abgeklungene Stimmgabeln darauf wieder einen ziemlich lauten und vollen Ton gaben, wenn ich ihren Fuß auf den Panzer setzte.

Eine besonders gute Resonanz für bestimmte Tonhöhen ließ sich bisher nicht feststellen.

Auch wenn Stimmgabeln angestrichen wurden, deren Kästen auf einem über das Glasbassin hinübergelegten Brette befestigt waren oder wenn schwingende Stimmgabeln dicht vor der Schnauzenspitze des Tieres mit der Glaswand in Berührung gebracht wurden, wodurch ein laut tönendes Klingeln zustande kam, erfolgte keine Reaktionsbewegung. Auch wenn man von außen dicht vor den offenen Augen des Tieres durch ein kräftiges Knipsen mit dem Daumennagel gegen die Glaswand einen lauten Schall hervorrief, reagierte das Tier weder auf diesen noch auf die damit verbundene Erschütterung, während gleich darauf das plötzliche Wegziehen der Hand ein promptes Zurückziehen des Kopfes auslöste.

Krokodile und Alligatoren werden von allen Beobachtern, wie Beyer (52, Bd. 72, p. 295) angibt, als sehr feinhörig bezeichnet.

4. Der Gehörsinn der Vögel und Säuger.

a) Das äußere Ohr.

α) Beziehung zwischen Bau und Funktion des äußeren Ohres.

Das beim Menschen der experimentellen Funktionsprüfung leicht zugängliche äußere Ohr hat in der vergleichenden Physiologie bisher

kaum Berücksichtigung gefunden. Außer einigen physiologischen Versuchen und biologischen Beobachtungen über die reflektorischen Ohrmuschelbewegungen bei gewissen Säugern finden sich im allgemeinen nur Betrachtungen über die Bedeutung der Ohrmuschel und des äußeren Gehörganges, die sich auf die rein morphologischen Ergebnisse der vergleichend-anatomischen Forschung stützen und hauptsächlich die verschiedenen Entwicklungsgrade des äußeren Ohres bei verschieden Tieren mit deren verschiedener Lebensweise in Einklang zu bringen suchen.

Daß Fische und Amphibien kein äußeres Ohr aufweisen, ist hinlänglich bekannt. Auch deutet die Rückbildung der Ohrmuschel bei im Wasser lebenden Säugern darauf hin, daß ein solches Anhangsgebilde bei dem Leben im Wasser als die Bewegung störend und den Widerstand vergrößernd nicht zur Ausbildung gelangt oder wieder verschwindet.

Von den Reptilien an finden sich die ersten Andeutungen eines den Außenrand des Trommelfelles umgebenden, eventuell durch Muskeln beweglichen Hautwulstes, der aber mit der erst bei den Säugern zu typischer Entfaltung kommenden Ohrmuschel nichts zu schaffen hat. Auch der äußere Gehörgang beginnt erst bei den Säugern eine bedeutsame Rolle zu spielen (Wiedersheim, 421).

Daß das äußere Ohr keinen wesentlichen Anteil an der Hörfunktion nimmt, läßt sich außer an den beim Menschen gesammelten Erfahrungen auch daran erkennen, daß es bei den zweifellos hörfähigen Vögeln nur in einzelnen Fällen in bemerkenswerter Weise ausgebildet ist. So treffen wir bei den Eulen eine bewegliche, häutigmuskulöse Klappe, deren Oberfläche beim Aufrichten durch strahlige Federn vergößert wird, und das Trommelfell kommt in den Grund eines kurzen äußeren Gehörganges zu liegen.

Bei den Säugern wird man betreffs der Ohrmuschel kaum zweifeln können, daß dieselbe geeignet ist, wie eine Art Hörrohr den Schall zu sammeln und auch zur Bestimmung der Schallrichtung zu dienen, indem sie so lange gedreht wird, bis ihre Oeffnung der Schallquelle zugewendet und damit das Maximum der Hörstärke erreicht ist (s. Schäfer, p. 362).

Besonders Nachttiere haben große Ohrmuscheln, da ihnen die Orientierung durch die Sehorgane erschwert ist; so besonders die Mäuse und Springmäuse, der Wüstenfuchs, die Fledermaus und die meisten Halbaffen. Auch die Flieher unter den Säugern, Pferde, Antilopen, zeichnen sich durch die Größe ihrer Schalltrichter aus. Bei den Haustieren, die durch den Menschen vor Gefahren geschützt werden, ist die Ohrmuschel vielfach dadurch ihrer Verrichtung entzogen, daß sie herabhängt und den Gehörgang deckt. Solche Hängeohren kommen bei manchen domestizierten Rassen von Schafen, Ziegen, Hunden, Katzen, Schweinen und Kaninchen vor, während wildlebende Säuger, mit Ausnahme des Elefanten, niemals Hängeohren besitzen (Hesse, 187).

Während das Labyrinth der Wassersäuger von dem der Landsäuger keine wesentliche Abweichung zeigt, ist das äußere und mittlere Ohr bei ihnen in bedeutungsvoller Weise verändert (Hennicke, 174, 175, Boenninghaus, 58, 59). Eine Ohrmuschel besitzen nur die Ohrenrobben (*Otariiden*), die noch viel aufs Land gehen, während sie bei den Walen fehlt und hier auch der äußere Gehörgang nur eine

kleine Oeffnung zeigt, bei den Bartenwalen sogar völlig obliteriert sein soll. Bei Seehunden findet sich noch eine in Form einer Röhre zusammengerollte, vollkommen unter die Haut hinabgezogene Ohrmuschel, die beim Aufenthalt im Wasser durch den Druck desselben abgeschlossen wird, beim Aufenthalt an der Luft aber zur Aufnahme der Schallwellen durch Muskelkraft geöffnet werden kann (58).

Auch der Fischotter hat eine Klappenvorrichtung am äußeren Ohr, die sich über die Mündung des Gehörganges legt (HESSE, 187).

Eine ähnliche Vorrichtung hat man früher auch zur Erklärung der Balztaubheit des Auerhahnes herangezogen. Da der Auerhahn den Schluß seines Balzgesanges, das sogenannte Schleifen, während dessen er tatsächlich taub zu sein scheint und weder auf das Geräusch des anspringenden Jägers noch auch manchmal auf den ersten Fehlschuß reagiert, bei geöffnetem Schnabel und unter großer Anstrengung vollführt, so glaubte man in dem Oeffnen des Schnabels oder der mit der forcierten Exspiration verbundenen Kongestion die Ursache für einen Verschluß des Gehörganges gefunden zu haben.

Doch haben die genauen anatomischen Untersuchungen von EHRLICH (115) ergeben, daß offenbar weder eine Schwellfalte noch ein Drüsenwulst oder umgebende pneumatische Räume bei dem Schleifen einen Verschluß des Gehörganges verursachen, und daß, da auch für örtliche Vorgänge im mittleren oder inneren Ohre keine Anhaltspunkte vorliegen, als letzte und wahrscheinlichste Erklärung die psychische Hemmung übrig bleibt, durch die der balzende Hahn außer Stand gesetzt wird, die Schallreize zu perzipieren oder wenigstens seine Gehörsempfindungen richtig zu seinem Schutze zu verwerten.

β) Ohrmuschelreflexe.

Zur Aufklärung der physiologischen Bedeutung der Ohrmuschel bei Tieren hat DARWIN (101) in seiner Schrift über den Ausdruck der Gemütsbewegungen bei Menschen und Tieren höchst wertvolle Beobachtungen mitgeteilt, die fast das einzige sind, was sich auf diesem Gebiete an exakten Mitteilungen findet. DARWIN sagt: Die Ohren sind durch ihre Bewegungen bei vielen Tieren äußerst ausdrucksvoll; bei einzelnen aber, wie beim Menschen, den höheren Affen und vielen Wiederkäuern, versagen sie in dieser Beziehung ihren Dienst.

Ueber das Aufrichten (Spitzen) der Ohren schreibt der alte Meister: Alle Tiere, die das Vermögen besitzen, die Ohren frei zu bewegen, richten, wenn sie erschreckt sind, oder wenn sie einen Gegenstand genau betrachten, ihre Ohren nach dem Punkte hin, auf den sie blicken, um jeden Laut zu vernehmen, der aus jener Gegend kommt .... Der in die Höhe gehobene Kopf mit den aufgerichteten Ohren und den vorwärts blickenden Augen verleiht jedem Tiere einen nicht mißzuverstehenden Ausdruck gespannter Aufmerksamkeit.

Auch das Anlegen der Ohren wird physiologisch zweckmäßig ausgeführt. Wie DARWIN weiter ausführt, hält ein Hund, wenn er gejagt wird und davon läuft, seine Ohren nach hinten gerichtet, aber immer offen; und dies wird offenbar getan, um die Fußtritte seines Verfolgers zu hören. Aus Gewohnheit werden die Ohren häufig in derselben Stellung getragen, wenn die Gefahr offenbar vor dem Hunde liegt.

Besonders bei solchen Tierarten, die von Raubtieren verfolgt werden, soll der Ohranlegereflex vorkommen, durch den es dem verfolgten Tiere jedenfalls erleichtert wird, den Verfolger zu hören und auch sein Zurückbleiben oder Aufholen zu bemerken.

Nach DARWINS Beobachtungen wird durch das Anlegen der Ohren ein grimmiger Gemütszustand ausgedrückt, doch nur bei denjenigen Tieren, die mit den Zähnen kämpfen. Diese Bewegung findet ihre Erklärung in der Bemühung zu verhindern, daß die Ohren von den Gegnern gepackt werden.

Auch beim Pferde ist das Anlegen der Ohren mit dem Beißen assoziiert (v. MADAY, 271).

Das Zurücklegen der Ohren als Ausdruck des Wildwerdens oder des Erschreckens hat DARWIN bei Raubtieren (u. a. Katzen), Pferden, Hirschen, beim Eber, der Ohrenrobbe und bei manchen Affen (*Cynopithecus*) beobachtet, bei anderen Affen (*Macacus, Cynopithecus*) auch als Zeichen der Freude über Liebkosungen gesehen.

Auch dem Reiter ist es wohl bekannt, daß das lebhafte Ohrenspiel die jeweiligen Stimmungen und Absichten des Pferdes verrät, so daß man den Satz geprägt hat: Die Ohren des Pferdes sind der Spiegel seiner Seele (GUÉNON, zit. nach v. MADAY, 271). v. MADAY unterscheidet dabei nur drei verschiedene Ausdrucksformen, das Vorwärtsrichten (Spitzen), das Rückwärtsrichten (Anlegen) und das lebhafte Hin- und Herbewegen der Ohren.

Das Hin- und Herbewegen der Ohren bedeutet beim Pferde Aufmerksamkeit auf unbekannte, erwartete Geräusche, also gewissermaßen ein Suchen, das wohl solange fortgesetzt wird, bis die Richtung der Schallquelle gefunden und die Art des Geräusches erkannt ist.

Das an sich sehr feine Gehör des Pferdes wird nach dem Urteil ausgezeichneter Pferdekenner durch diese Fähigkeit, die Ohren zu bewegen und hauptsächlich nach hinten zu wenden, bedeutend unterstützt (v. MADAY, 271). Das wilde Pferd bewegt seine Ohren beständig und lebhaft, und ähnlich verhalten sich erblindete Hauspferde, um die Mängel des Gesichtssinnes durch das Gehör auszugleichen.

Bei dem prompten maschinenmäßigen Auftreten der beschriebenen Ohrenbewegungen der erwähnten Säuger, insbesondere des Pferdes, besonders bei dem Spitzen und Anlegen, handelt es sich offenbar nicht um willkürliche, sondern um reflektorische Bewegungen der Ohrmuscheln, Hörreflexe, deren Zweckmäßigkeit durch die angeführten Sätze von DARWIN ohne weiteres ersichtlich ist.

Derartige Ohrmuschelreflexe sind von den Physiologen bei Meerschweinchen und Kaninchen studiert worden, und es wird von diesen Versuchen auch in dem Kapitel von den operativen Versuchen an der Schnecke des inneren Ohres noch mehrfach die Rede sein.

Vor kurzem hat MARX (279) eine historische Darstellung der Kenntnis vom Ohrmuschelreflex beim Meerschweinchen gegeben. PREYER hat zuerst auf diesen Reflex aufmerksam gemacht. Er fand bei neugeborenen Tieren, daß sie auf Anstreichen von Stimmgabeln mit 1000—14000 Schwingungen ganz maschinenmäßig mit einer Zuckung der Ohrmuscheln reagierten. v. STEIN beobachtete individuelle Unterschiede und die bei öfterer Wiederholung des Reflexes eintretende Ermüdung. Am stärksten trat die Erscheinung dieses Hörreflexes bei

Tieren mittleren Alters ein. Aggazzotti (4, 5) registrierte diese Ohrbewegung beim Preyerschen Hörreflex graphisch und konnte auch die Ermüdungskurve aufnehmen. Wenn er alle Sekunden einen Schallreiz applizierte, so traten die Bewegungen noch deutlich getrennt voneinander auf. Bei einer Frequenz von 5 Reizen pro Sekunde wurde eine geringere Zuckungshöhe registriert, die Erschlaffung trat nicht mehr völlig ein, und es kam zu einem unvollkommenen Tetanus, der bei 20—25 Reizen pro Sekunde in einen vollkommenen überging. Je größer die angewandte Reizfrequenz war, desto eher trat auch die Ermüdung ein. Bei Versuchen in verdünnter Luft und ebenso auch bei Sauerstoffverminderung machte sich die Ermüdung besonders schnell geltend.

Bei wilden Kaninchen konnte Horsley (189) einen Ohrreflex, der im Aufrichten und Vorwärtsdrehen der Ohrmuschel besteht, auch mechanisch durch Hautreize auslösen, und zwar tritt die Bewegung bei schwachem Reize nur gleichseitig, und erst bei größerer Reizstärke auch an dem Ohr der anderen Seite auf. Nach Aufhören der Reizung bleibt das Ohr noch kurze Zeit tonisch in der Reflexstellung fixiert. Außer dem mechanischen erwies sich nur der akustische, dagegen nicht der Lichtreiz als wirksam.

Ein weiterer Ohrmuschelreflex läßt sich bei Hunden leicht auslösen, und zwar besteht die Reaktion bei diesem durch Anblasen des äußeren Ohres, am besten des Gehörganges, hervorgerufenen Anblasereflex in einer zuckenden Bewegung der Ohrmuschel.

b) Das Mittelohr.

(Amphibien bis Säuger.)

α) Anatomisches.

Das Mittelohr verdankt seine Entstehung dem in der aufsteigenden Wirbeltierreihe immer weiteren in die Tiefe rücken des Hörorgans und nimmt seine Entwicklung von jener Stelle aus, wo in embryonaler Zeit die erste Kiementasche, oder, was dasselbe bedeutet, wo bei manchen Fischen das Spritzloch liegt. Erst in der Reihe der Anuren treten eine auf dem dorsalen Abschnitte der Hyomandibularspalte sich entwickelnde Paukenhöhle sowie ein Trommelfell und eine in den Rachen mündende Ohrtrompete auf. Bei den Sauropsiden, zumal den Krokodilen und Vögeln, setzt sich die Paukenhöhle in Nebenhöhlen fort, wodurch pneumatische Hohlräume in den benachbarten Knochen entstehen. Bei Schlangen und Amphisbänen ist die Paukenhöhle bzw. die Tube durch Rückbildung verloren gegangen, ebenso bei *Hatteria* Trommelfell und Tube. Bei *Lacerta* öffnet sich der Mittelohrraum ohne Differenzierung in eine Tube direkt in die Rachenhöhle. Bei den Krokodilen zeigen Paukenhöhle und Ohrtrompeten einen besonders komplizierten Bau. Die Ohrcolumella besteht bei den Sauropsiden (außer den Cheloniern) aus einem inneren knöchernen und einem äußeren knorpeligen Stück (Wiedersheim, 421).

Besondere Anpassungen haben auch hier wieder bei den im Wasser lebenden Säugern Platz gegriffen (Hennicke, Boenninghaus). Die Gehörknöchelchen sind sehr groß und plump und kompakt geworden, da zierliche Knöchelchen der Wirkung der Wasserwellen, denen sie ausgesetzt sein können, vielleicht nicht stand halten würden. Die Wale zeigen besonders einfache Formen. Der Processus longus des Hammers ist mit der Paukenwand verwachsen, die Oeffnung des Steigbügels obliteriert. Die Paukenventilation erfolgt

nach Boenninghaus nicht wie bei dem Menschen beim Schlucken, sondern bei der Inspiration, wodurch das Eindringen von Wasser in die Pauke beim Schlucken der Nahrung unter Wasser vermieden wird. Auch das Venensystem des Mittelohres ist in besonderer Weise angeordnet.

In den letzten Jahren hat Beyer (52) vergleichende Studien über den anatomischen Bau des Mittelohres bei Wirbeltieren mitgeteilt und auf mannigfaltige Schwierigkeiten hingewiesen, die der Anwendung der für das menschliche Mittelohr geltenden Ansichten durch das verschiedene anatomische Verhalten erwachsen.

Insbesondere ist auch der Sperrmechanismus in der Hammer-Amboß-Verbindung im Sinne von Helmholtz neuerdings geleugnet worden (Goebel, 153)), und nach den anatomischen Untersuchungen von H. Frey (141, 142) an einer Reihe von Tierarten aus „beinahe allen Ordnungen der Säuger“ kann eine gegenseitige Verschiebung von Hammer und Amboß bei diesem physiologisch keine Rolle spielen, da zwischen diesen beiden Knöchelchen bei einer Anzahl der Säuger regelmäßig eine feste, teils knöcherne, teils knorpelige Ankylose besteht, während bei anderen eine bindegewebige Verwachsung und bei den übrigen eine höchst eigentümliche Verbindung nachweisbar sein soll, bei der eine Schicht von im Zerfall begriffenem Knorpel die Oberfläche verbindet.

Auch von anderen Autoren wurde bereits eine Ankylose zwischen Hammer und Amboß beim Meerschweinchen und anderen Nagern beschrieben (Alexander).

β) Folgen der Exstirpation der Gehörknöchelchen.

Nach Entfernung der Trommelfelle mitsamt der Columella (Plektrum) bleibt beim Frosche, wie wir bereits hervorhoben (s. Amphibien), die von Yerkes nachgewiesene Veränderung der Reaktionen auf mechanische Reize durch Schalleinwirkung bestehen.

Bei Hunden und Tauben hatte die operative Entfernung des Hammers oder der Columella schon in den Versuchen von Kessel 1871, Botey 1890 und Straaten 1894 keine bleibende Hörstörung zur Folge. Ebenso beobachteten auch Grunert (162) und Garnault (148) den Rückgang der dieser Operation folgenden anfänglichen Herabsetzung der Hörschärfe. In Garnaults Versuchen soll sogar nach der Zerstörung des Labyrinthes vom ovalen Fenster aus bei Tauben und Kaninchen das Gehör wiedergekehrt sein. Leider ist in der bezüglichen Mitteilung (148) weder die Art des operativen Eingriffes genauer bezeichnet noch auch die bei der Hörprüfung angewandte Verfahrungsweise angegeben.

Es muß derartigen Versuchen gegenüber ganz allgemein eine äußerst exakte Hörprüfung verlangt werden, ehe von einer Besserung der Hörschärfe oder gar von einer Wiederkehr zur Norm gesprochen werden darf. Es ist vielfach auf die Schwierigkeit hingewiesen worden, bei Tieren eine klinische Hörprüfung vorzunehmen, und es ist auch bisher meines Wissens noch keine allgemein brauchbare Methode ausgearbeitet worden. Man ist dabei auch ziemlich ausschließlich auf die natürlichen reflektorischen oder auf andressierte Bewegungsreaktionen auf Schallreize angewiesen. Noch vielfach ist aber eine genaue Berücksichtigung der vor und nach dem experimentellen oder

operativen Eingriff angewendeten Höhe und Stärke der Schallreize überhaupt zu vermissen.

Auf eine wesentliche Bedeutung der Intaktheit der Gehörknöchelchenkette für die Schalleitung weisen die Versuche von v. Eicken mit isolierter Entfernung des Amboß. Bei Anwendung der Wittmaackschen Methode (s. später) der experimentellen Schädigung durch Schallreize, konnte v. Eicken (116) nämlich bei einseitig in dieser Weise operierten Meerschweinchen nach Anblasen mit der Orgelpfeife g nur auf der normalen Seite schwere Schädigungen des Cortischen Organes in der zweitobersten Windung nachweisen, während auf der amboßlosen Seite jegliche derartige Beeinflussung fehlte.

γ) Reflektorische Kontraktion des M. tensor tympani.

Auf die älteren experimentellen Untersuchungen an Hunden über die durch Schallreize hervorgerufenen reflektorischen Kontraktionen des M. tensor tympani hier näher einzugehen, dürfte sich erübrigen, da alle jene Arbeiten von Schapringer (363), Hensen (179), Bockendahl (56, 57), Pollak (326) und Hammerschlag (170) wegen ihrer ergänzenden Bedeutung für die Theorie der Tensorfunktionen beim Menschen schon an anderer Stelle zusammenfassend dargestellt sind (362).

Es seien daher hier nur die Resultate einer neueren unter Kreidls Leitung ausgeführten Untersuchung von Kato (207) über die Reflexzuckungen des M. tensor tympani und M. stapedius mitgeteilt:

Wird das Labyrinth einer Seite zerstört, so zuckt der Tensor dieser Seite auf akustische Reize, die das andere Ohr treffen, auch dann noch, wenn der Reihe nach das Trommelfell zerstört, sämtliche Gehörknöchelchen entfernt, die Membran des runden und ovalen Fensters weggeschnitten und die Perilymphe abgesaugt ist. Erst nach Verletzung der knöchernen Schnecke bleibt die Reflexzuckung aus.

Eine Reflexzuckung des Tensor läßt sich auch durch elektrische Reizung der Schnecke oder des zentralen Akusticusstumpfes der anderen Seite auslösen. Die Dauer der reflektorischen Tensorkontraktion erwies sich abhängig von der Dauer der Reizwirkung.

Auch der Stapedius zeigt auf akustischen Reiz stets eine deutliche synchron derjenigen des Tensor erfolgende Reflexzuckung, die ebenso wie jene auch erst nach Verletzung der Schnecke ausbleibt, und sich auch in gleicher Weise wie jene durch elektrische Reizung hervorrufen läßt.

Die Reflexzeit betrug bei akustischen Reizen 0,06'', bei elektrischen Reizen 0,05''.

c) Das innere Ohr der Vögel und Säuger.

α) Zur Physiologie des Cortischen Organes.

Das Cortische Organ der Vögel und die Helmholtzsche Theorie.

Aus der Tatsache, daß im Cortischen Organe der Vögel die Pfeilerzellen fehlen (Hasse, 171, 172), hat man bekanntlich geschlossen, daß diese nicht als die von der Helmholtzschen Theorie postulierten

Resonatoren in betracht kommen (s. auch 273). DENKER (107), dem wir eingehende Studien über das Gehörorgan und die Sprache der Papageien verdanken (108), die wie er hervorhebt, die einzigen Tiere sind, von denen wir mit absoluter Sicherheit wissen, daß sie die Sprache hören, da die Reproduktion das untrüglichste Zeichen für die Perzeption darstellt, vergleicht den Bau der Basilarmembran im Papageienohr mit derjenigen des Menschen im Hinblick auf die HELMHOLTZsche Theorie.

Die Fasern der nur 2,6—2,7 mm langen Basilarmembran der Papageien stehen nicht genau senkrecht zur Längsachse derselben und sind schwach S-förmig geschlängelt. Die ca. 1200 Fasern zeigen in dem größten mittleren Abschnitt nur geringe Unterschiede in der Faserlänge, die aber hier nach b e i d e n Enden hin rasch zunimmt. Die längsten Fasern sind beim Papagei (0,49 mm) genau so lang wie beim Menschen (0,5 mm), und ebenso stimmen auch die kürzesten in ihrer Länge überein (0,04 mm).

Die Unterschiedsempfindlichkeit wäre danach ebenso wie beim Menschen am größten in der Mitte. Die geringere Faserzahl erinnert an die von BEZOLD an Taubstummen festgestellte Tatsache, daß die Perzeptionsfähigkeit für nur eine Quinte zur Erlernung der menschlichen Sprache durch das Gehör ausreicht.

Entwicklung und Funktion.

KREIDL und YANASE (224) suchten die Hörfunktion des CORTIschen Organes beim Säuger dadurch weiter aufzuklären, daß sie die anatomische Entwicklung desselben während des Ueberganges aus dem noch nicht hörfähigen in den hörfähigen Zustand verfolgten. Der bei ausgewachsenen Ratten durch leiseste Töne oder Geräusche auslösbare Hörreflex ließ sich bei neugeborenen Tieren trotz fortschreitender Entwicklung einzelner Strukturelemente des CORTIschen Organes, wie der äußeren und inneren Haarzellen nicht eher nachweisen, bis sich der Zusammenhang zwischen CORTIschem Organ und CORTIscher Membran gelöst hatte.

Hiernach wäre ein Zusammenhang zwischen beiden Gebilden als anormal und ein Labyrinth, in welchem ein solcher vorhanden ist, als zur Perzeption von Schallreizen nicht befähigt anzusehen.

Folgen operativer Eingriffe an der Schnecke.

Nach der HELMHOLTZschen Resonanztheorie finden die höchsten Töne ihren A n g r i f f s p u n k t im C O R T I s c h e n O r g a n an der Basis der Schnecke, die tiefsten dagegen in der Region der längsten Querfasern der Basilarmembran in der Schneckenkuppel. Operative Versuche, die an Hunden und Meerschweinchen zur Prüfung dieses Verhaltens ausgeführt wurden, haben bisher, zum Teil wohl wegen der operativen Schwierigkeiten, zum größeren Teil aber wegen des zu geringen Versuchsmaterials und des meist nur beiläufigen Charakters der Versuche, noch zu keinem einheitlichen Ergebnisse geführt.

Die ersten von MUNK (298) und BAGINSKY (17) ausgeführten Operationen am Hunde hatten ein den Erwartungen günstiges Resultat, bei erhaltener Schneckenbasis blieben nur die Reaktionen auf hohe Töne bestehen, doch gelang es BAGINSKY nicht, durch Zer-

störung der Schneckenbasis auch das Versagen der hohen Töne hervorzurufen.

Stepanow (396) prüfte die Reflexbewegung der Ohrmuscheln beim Meerschweinchen nach Zerstörung der Schnecke in ihren oberen und mittleren Abteilungen, ohne daraufhin Tondefekte bemerken zu können. Die gleichen, ebenfalls am Meerschweinchen ausgeführten Versuche von Corradi (92) lieferten wieder ein günstigeres Resultat, indem beiderseitige Zerstörung der Schnecke totale Taubheit, Zerstörung auf einer Seite Verminderung (nach v. Stein Verschwinden) des gleichseitigen Ohrmuschelreflexes zur Folge hatte und nach Entfernung des obersten Teiles der Schnecke die hohen Töne noch eine deutliche Wirkung zeigten, die tiefsten dagegen keinen Reflex mehr auslösten.

Nach Dreyfuss (zit. nach 279) soll der Reflex auch nach partieller Zerstörung der Schnecke versagen. Auch nach den ausführlichen durch die anatomische Untersuchung ergänzten Beobachtungen von Marx (279) kann der Preyersche Ohrmuschelreflex durch stärkere Schädigung des schallleitenden wie des schallempfindenden Apparates zum Verschwinden gebracht werden; eine vollständige Zerstörung der Schnecke ist dazu aber nicht notwendig. Es zeigte sich übrigens durch einseitige Operation auch der Reflex der anderen Seite beeinflußt. Aus der Erfahrung, daß der Reflex zwar oft nach Zerstörung der Schneckenspitze noch für hohe Töne nachweisbar ist, es aber auch nach Zerstörung der Basis noch sein kann, kommt Marx zu dem Schlusse, daß das Verhalten des Preyerschen Ohrmuschelreflexes nach experimenteller Zerstörung der Schnecke keine Anhaltspunkte für die Helmholtzsche Theorie liefert.

Zu einem für die Helmholtzsche Theorie in ähnlicher Weise ungünstigen Ergebnis führten Versuche von Kalischer (205, 206) aus der neuesten Zeit. Sobald bei den auf einen hohen (c^3) und einen tiefen Freßton ($\underline{A}$ und $\underline{H}$) zum Futterschnappen dressierten Hunden nach Zerstörung des Labyrinths der einen Seite von der Schnecke der anderen Seite nur überhaupt irgendein Teil, an der Basis oder an der Spitze, erhalten blieb, so gelang die Tondressur auf hohe wie auf tiefe Töne ebenso wie vorher.

Es erscheint keineswegs aussichtslos, diese Versuche über die Schneckenfunktion mit möglichst exakter Operation und Gehörprüfung in größerem Umfange wieder aufzunehmen. Freilich besitzen wir seit einigen Jahren eine Verfahrungsweise, die bezüglich des Angriffspunktes hoher und tiefer Töne wie auch hinsichtlich zahlreicher anderer Fragen nach der akustischen Funktion des Cortischen Organes zweifellos ein weit exakteres Vorgehen gestattet und berufen scheint, neben den bereits errungenen weitere schöne Erfolge zu zeitigen.

Es ist die von Wittmaack (423, 424, 426) inaugurierte Methode der

experimentellen Schädigung des Gehörorganes durch Schalleinwirkung.

Ausgehend von den den Ohrenärzten seit lange bekannten Hörstörungen, wie sie entweder durch einmalige sehr intensive Schalleinwirkung oder als professionelle Schwerhörigkeit bei solchen Personen entstehen, die der sich täglich wiederholenden Einwirkung starker Geräusche ausgesetzt sind, suchte Wittmaack Meer-

schweinchen in gleicher Weise experimentell zu beeinflussen und die dabei eventuell auftretenden pathologisch-anatomischen Veränderungen im Gehörorgane festzustellen. Nachdem eine Serie von Meerschweinchen nach längerer, Tag und Nacht ununterbrochener Zuführung des Schalles einer elektrischen Klingel allein durch Luftleitung keine histologischen Veränderungen gezeigt hatte, und die Tiere einer zweiten Versuchsreihe nach ununterbrochener Schallzuführung durch Luft und Knochenleitung — die Tiere saßen auf einer Blechplatte, gegen die der Klöppel der elektrischen Klingel anschlug — neben deutlichen Degenerationsprozessen im inneren Ohre schwere Schädigungen des Allgemeinzustandes aufwiesen, die die Aetiologie der ersteren nicht ganz einwandfrei erscheinen ließen, gelang es WITTMAACK denn auch zunächst, durch Zuführung des Schalls durch Luft und Knochenleitung mit etwa halbtägigen Unterbrechungen ohne Beeinträchtigung des Allgemeinbefindens die erwarteten krankhaften Veränderungen einwandfrei nachzuweisen. Ein grundsätzlich gleichartiges Ergebnis hatten danach auch die Versuche mit öfter wiederholten oder selbst nur einmaliger kurzdauernder, aber sehr intensiver Schalleinwirkung (schriller Pfiff).

Die als Folge dieser abnormen akustischen Reizungen auftretenden Veränderungen bestanden in erster Linie in einer Schädigung der Sinneszellen, zunehmendem Verfall des CORTIschen Organs bis zum gänzlichen Schwund und gleichzeitigen Degenerationen der Nervenfasern und Ganglienzellen des Cochlearis.

Der Vergleich eines normalen (Fig. 34) Präparates vom Meer-

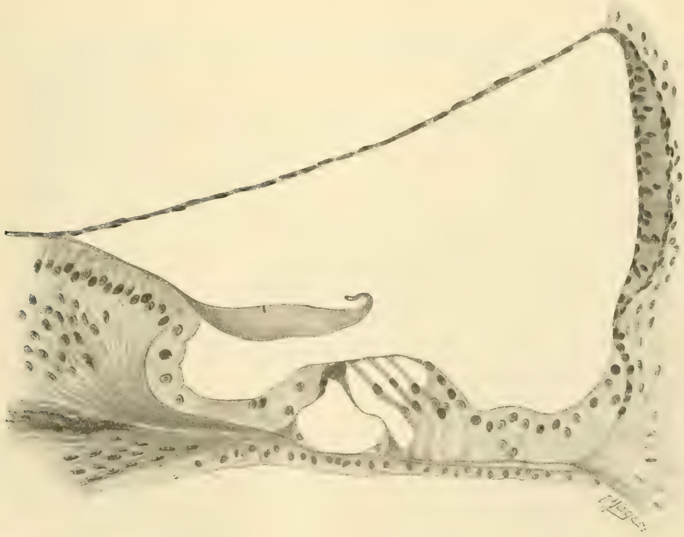


Fig. 34. Normales CORTIsches Organ vom Meerschweinchen. Zweitunterste Windung. Nach WITTMAACK.

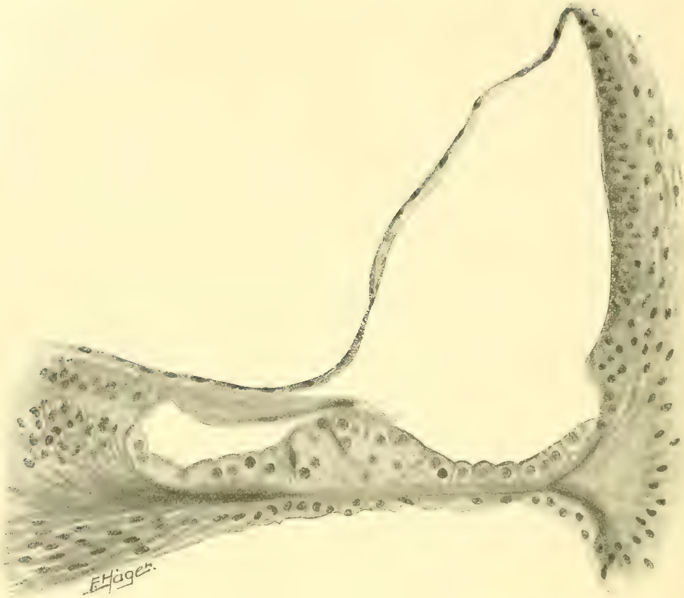


Fig. 35. CORTIsches Organ vom Meerschweinchen. Zweitunterste Windung, 26 Wochen nach experimenteller Schädigung durch mehrmaligen Pfiff. Stationär gebliebene Rückbildung bis zum Epithelhügel. Nach WITTMAACK.

schweinchen mit einigen nach Schalleinwirkung gewonnenen (Fig. 35, 36, 37) läßt die verschiedenen Grade der Schädigung leicht erkennen. Der Beginn des Prozesses ist nach WITTMACKS, auf Grund fortgesetzter Untersuchungen gefestigter Ansicht, stets in der Peripherie des letzten Neurons, also in den Sinneszellen zu suchen.

Was nun diese Versuche besonders bemerkenswert macht und als Stützen der HELMHOLTZschen Theorie erscheinen läßt, war die Tatsache, daß je nach der Art der gewählten Schallwirkung gewisse konstante Unterschiede in der Lokalisation der Schädigung im CORTIschen Organe auftraten. Bei Verwendung einer sehr laut tönenden c^3-Pfeife (mehrmaliger Pfiff) fand sich durchgehends ein auffallend umschriebener totaler Defekt des CORTIschen Organes in der Höhe der zweituntersten Windung, während sämtliche übrigen Windungen keine derartigen Veränderungen erkennen ließen. Bei den mit kontinuierlicher Schalleinwirkung (elektrischer Klingel) behandelten Tieren zeigten sich eher die mittleren, zuweilen auch die oberen Windungen etwas stärker befallen, und das gleiche fiel häufig als Wirkung eines einmaligen Knalles auf.

Gerade dieser Punkt erfuhr durch die in den Laboratorien von METZNER (289) und SIEBENMANN (377) ausgeführte Arbeit von YOSHII (437) eine wesentliche Bestätigung und Erweiterung. Aus

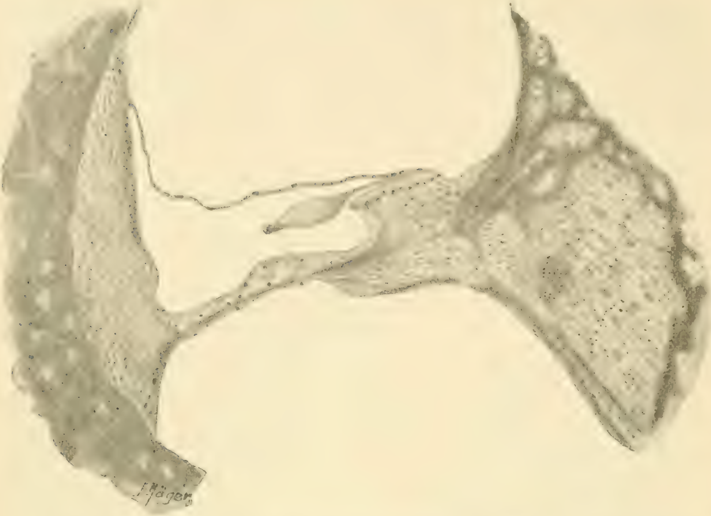


Fig. 36. CORTIsches Organ. Zweitunterste Windung, 12 Wochen nach Schädigung durch mehrmaligen Pfiff. Stationär gebliebene Rückbildung bis zum Epithelhügel mit Atrophie im Ganglion spirale. Nach WITTMAACK.

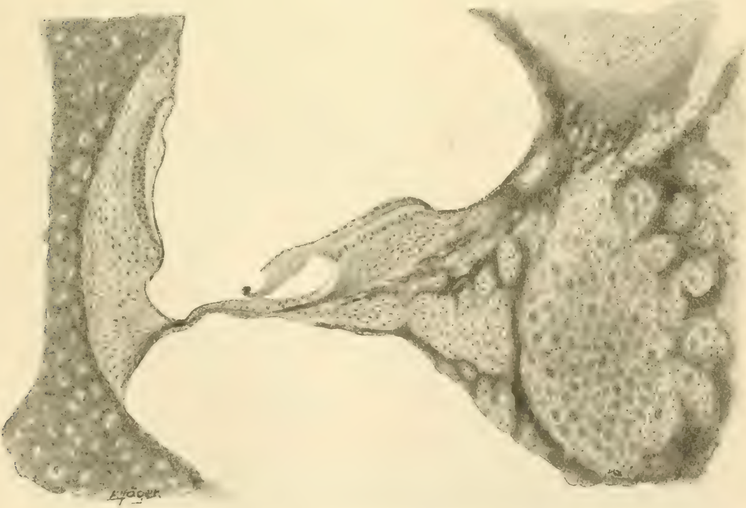


Fig. 37. CORTIsches Organ. Zweitunterste Windung, 30 Tage nach mehrmaligem Pfiff. Völliger Schwund ohne Atrophie im Ganglion spirale. Nach WITTMAACK.

diesen mit „reinen Klängen“ (Edelmannsche Pfeifen, Orgelpfeifen, Sirene, Trillerpfeifen) angestellten Versuchen ergab sich im Sinne der Helmholtzschen Theorie die wichtige Tatsache, daß die lädierte Stelle des Cortischen Organes in der Schnecke um so tiefer lag, je höher die verwendeten Töne gewesen waren. Nach Einwirkung einer Pfeife c^5 wurde konstant die obere Hälfte der Basalwindung geschädigt, bei h^2 kam die Alteration eine halbe bis ganze Windung höher, bei g anderthalb Windungen höher oben zu liegen (Fig. 38).

Die von Yoshii aus seinen Versuchen gezogene Schlußfolgerung, daß auch kontinuierliche Schalleinwirkung bei ausschließlicher Luftleitung imstande sei, typische Degenerationen hervorzurufen (vgl. 723), war insofern nicht aufrecht zu erhalten, als bei der angewendeten Versuchsanordnung eine gleichzeitige Knochenleitung nicht ganz ausgeschlossen war und als ferner nicht ausgeschlossen war, vielmehr mittlerweile durch Wittmaack als zutreffend festgestellt werden konnte, daß die gleichen Schallreize auch schon bei momentaner Einwirkung die gleichen Schädigungen hervorriefen.

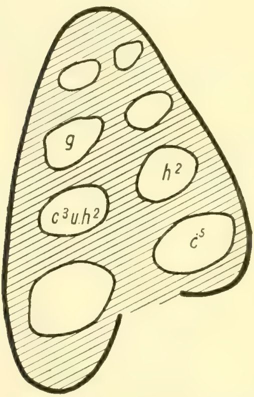


Fig. 38. Lokalisation der Schädigung des Cortischen Organes bei verschiedenen Tönen. Nach Yoshi.

Nach wochenlangem intermittierendem Anblasen mit der ungedackten Orgelpfeife C von 64 D.S. konnte v. Eicken (116) bei seinen Meerschweinchen keine Veränderungen im inneren Ohre nachweisen, wohl aber nach Einwirkung der Orgelpfeife g.

Gleichzeitig mit Yoshii hat auch Marx (279) die Wittmaackschen Versuche aufgenommen und Meerschweinchen mit den Tönen der gedackten Pfeifen der Bezold-Edelmannschen kontinuierlichen Tonreihe wochenlang intermittierend angepfiffen. Der Erfolg war der, daß nur die hohen Töne a^4 und a^3 Degenerationen hervorriefen, a^2 und e^2 dagegen nicht. Die Veränderungen betrafen stets die erste und zweite Windung, bei a^3 hauptsächlich in der ersten Hälfte derselben. Bei weißen Mäusen ließen sich auch durch die hohen Töne keine derartigen Schädigungen bewirken.

In der Tatsache, daß ein stärkerer Ton nicht nur eine quantitativ stärkere Zerstörung hervorruft, sondern auch eine breitere Zone des Cortischen Organes affiziert, glaubte Marx, einen Einwand gegen die Helmholtzsche Theorie erblicken zu müssen, den jedoch bereits Waetzmann mit dem Hinweis auf das auch von der Theorie für stärkere Töne angenommene stärkere Mitschwingen der Resonatoren bereits wieder zerstört hat.

Auch Ewald (125) verlangt, wenn diese Versuche als Bestätigung der Helmholtzschen Theorie gelten sollen, daß dann ein bestimmter Ton nur einen kleinen Abschnitt der Basilarmembran schädigen dürfe und daß dieser Abschnitt, der Höhe des Tones entsprechend, die richtige Lage zwischen Basis und Spitze auf der Membran haben muß.

Ob die von EWALD zur Bestimmung dieser richtigen Lage gemachte Annahme einer etwa gleichmäßigen Verteilung der abgestimmten Gebilde den Tatsachen entspricht, ist aber bei aller Wahrscheinlichkeit auch noch völlig unbewiesen und wird sich vielleicht erst gerade durch Versuche von der hier in Rede stehenden Art entscheiden lassen. Auch braucht es nicht überall so zu sein. Im Papageienohr z. B. ist nach DENKERS (107) Untersuchungen schon aus anatomischen Gründen ein anderes Verhalten, eine ungleichmäßige Verteilung zu erwarten.

Freilich wird es eine weitere unerläßliche Aufgabe sein, vor allem durch eine sorgsamere Auswahl der Schallquellen und Anwendung möglichst reiner und obertonfreier Klänge wie auch besonders durch eine viel genauere Berücksichtigung der jeweils anzuwendenden Stärke und Dauer des Schallreizes, durch Ausprobieren der geeignetsten Zeitdauer bis zur Tötung, ferner, wie EWALD schon betont, durch Ausdehnung der Untersuchungen auf möglichst viele andere Versuchstiere zunächst das Tatsachenmaterial bedeutend zu erweitern.

Man wird von einer so mühevollen Methode in ihrem Anfangsstadium, wo noch kaum das Stadium der durch die verschiedenen histologischen Fixationsmethoden bedingten Irrtümer überwunden ist, nicht gleich die höchste Vollkommenheit und endgültige Ergebnisse erwarten dürfen. Zweifellos muß man sich auch vor überschätzenden Uebertreibungen hüten. Besonders die Frage der Ausdehnung des durch einzelne Töne geschädigten Bezirkes verlangt genauere Nachprüfung, wobei auch von den pathologischen Momenten die Möglichkeit der Ausbreitung der Schädigung von einer primär völlig zirkumskript veränderten Stelle aus infolge der durch die primäre Schädigung entstandenen Ernährungsstörungen u. dgl. bedacht werden muß.

Nach EWALDS Ausführungen lassen sich die Ergebnisse von WITTMAACK und YOSHI übrigens auch für die von EWALD aufgestellte Schallbilderhypothese verwerten.

β) Die Schallreaktionen labyrinthloser Tauben.

Während die Angaben von FLOURENS und GOLTZ (154), daß das Hörvermögen von Tauben auch nach der alleinigen Zerstörung der Bogengänge unversehrt sei, auf keinen Widerspruch stießen, rief die Mitteilung von EWALD (122) über die Hörfähigkeit völlig labyrinthloser Tauben und die Schallerregbarkeit des Acusticusstammes vielfach ungläubiges Kopfschütteln und eine Reihe größtenteils mit negativem Erfolge angestellter Nachprüfungen hervor.

EWALD (122) gab an, daß Tauben nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation, deren Technik genau beschrieben wird, wenn sie im hängenden Käfig in Watte stehen, auf Rufen mit abgewendetem Kopfe, wie auf Klaviertöne durch plötzliches Kopfheben, Augenöffnen und eventuell durch Ausführen einiger Schritte deutlich reagieren. Während ferner Ansaugen der Luft aus einem in 10 cm vom Kopf der Taube mündenden Gummischlauche keine Reaktion hervorrief, war dies in lebhafter Weise der Fall, wenn durch denselben Schlauch eine inspiratorische Tonerzeugung stattfand. Da diese Schallreaktionen auch nach Entfernung der Columella und des Trommelfells bestehen blieben, nach Zerstörung der Acusticusenden durch Crotonöl oder Arsenpaste dagegen ausblieben, schloß EWALD auf die Erregbarkeit des Acusticus selbst durch jene Schallreize.

Zunächst wurde die Hörfähigkeit labyrinthloser Tauben von Fano und Masini bestätigt.

Den ersten dann folgenden Einwänden gegenüber konnte Ewald auf die große Vorsicht und Genauigkeit hinweisen, mit der er bei seinen zahlreichen durch Jahre fortgesetzten Versuchen zu Werke gegangen war, wie besonders auf die Tatsache, daß die labyrinthlosen Tauben gegen Luftbewegungen und auch auf Erschütterungen gar nicht leicht reagierten, während die Schallreaktionen auf Töne, Geräusche, Knall, Zurufen eines gedehnten tiefen „Uh“, ausnahmslos und besonders prompt bei Nacht eintraten.

Diese Ergebnisse fanden zunächst durch Wundt (427, 428) ihre Bestätigung, der an einer von Ewald operierten Taube Hörprüfungen mit den Klängen eines Harmoniums, elektrischer Klingel, Klatschen usw. anstellte und die auf diese im Nebenraum hervorgebrachten Schallreize erfolgende Reaktionsbewegungen des Tieres mit dem Fernrohr beobachtete. Der Vergleich mit einer normalen Taube fiel zwar, besonders bei höheren Tönen, zu deren Gunsten aus, doch waren auch bei der anderen die Kopfbewegungen auf Schallreize unverkennbar, während sie auf Luftbewegungen, die mit einem Blasebalg erzeugt wurden, nicht reagierte.

Die mikroskopische Untersuchung durch Held ergab im Sinne von Ewald an den freiliegenden Enden des durchschnittenen Hörnerven nur Anfänge einer Degeneration, die sich noch nirgends über die primären Zentren fortsetzte. Im Gegensatze hierzu findet Matte (280, 281, 282) bei seinen Versuchstauben bereits 2—3 Wochen nach der Operation eine ausgebreitete sekundäre aufsteigende Degeneration der Acusticusfasern bis zu den zentralwärts gelegenen Kernen.

Mit großem Nachdrucke suchten Bernstein (42, p. 43) und Matte (281, 282) die Ewaldschen Versuchsergebnisse theoretisch und experimentell zu widerlegen, wobei sie auf die oben erwähnte Degeneration wie auf die Schwierigkeit hinwiesen, auch bei normalen Tauben deutliche Gehörsreaktionen auf Klänge von Stimmgabeln, Klingeln und Pfeifen nachzuweisen. Matte beschränkte sich daher zunächst auch auf Versuche mit Pistolenknall, die sämtlich im Gegensatze zu dem Verhalten normaler Tiere negativ ausfielen, ebenso wie auch die späteren Experimente, in denen die Töne einer Lippenpfeife d'' durch einen 1—2 m langen Schlauch zugeleitet wurden, der im Gehörgang der Taube endete. Wohl aber gab es unzweifelhafte Reaktionen, wenn die Lippenpfeife in 10—20 cm Entfernung von der Taube angeblasen wurde. Da diese Reaktionen indessen bei Aufstellung eines Schirmes zwischen Tier und Pfeife ausblieben, wurden sie von Bernstein auf eine Reizaufnahme durch die sensiblen Organe der Haut zurückgeführt. Auch der gleiche Ausfall der Versuche nach Vergypsen der beiden Trommelhöhlen sollte diese Auffassung stützen.

Wie schon Bernstein, so betont auch Strehl (398) die Schwierigkeit, die Schallerregbarkeit des Acusticusstammes mit den Gesetzen der spezifischen Sinnesenergien in Einklang zu bringen, während Kuttner (227) theorethisch die als mechanisch gedachte Wirkung von Schallreizen auf den Nervenstumpf für wohl möglich hält. Strehls Beobachtungen an labyrinthlosen Tauben mit Kopfkappe führten in voller Bestätigung der Ewaldschen Angaben wieder zur Feststellung bestimmter Reaktionsbewegunsen auf Töne von Lippen- oder Zungenpfeifen oder Trompeten, die als Ausdruck einer unangenehmen Em-

pfindung erschienen und in einem von leichtem Hin- und Herschütteln begleiteten Vor- und in die Höhe recken des Kopfes bestanden. Bei plötzlichen heftigen Geräuschen wie bei Klatschen und Schießen blieben in dieser Versuchsreihe die Wirkungen wieder aus. Auch traten die Reaktionen in STREHLS Versuchen im Gegensatze zu jenen von BERNSTEIN und MATTE auch nach Aufstellung eines Schirmes zwischen Taube und Schallquelle noch ein, während sie auf Anblasen durch Kautschuk- oder Pappröhren nicht erfolgten.

Hiernach kommt STREHL zu dem Schlusse, daß labyrinthlose Tauben unzweifelhaft auf gewisse vibrierende tonerzeugende Bewegungen reagieren. Der Acusticusstamm als Aufnahmeorgan wird jedoch auch von STREHL zurückgewiesen, zumal in EWALDS Versuchen durch die Arsenikpaste doch nicht der ganze zentrale Rest des Nerven zerstört worden sein konnte. So kommt auch STREHL wie BERNSTEIN zu der Annahme, daß die Schallreaktion labyrinthloser Tauben auf einer taktilen Wirkung der vibrierenden Bewegungen beruhe, die STREHL freilich in etwas merkwürdiger Weise als eine dem Tiere unangenehme oder es erschreckende Kitzelempfindung auffaßt.

Auch KUTTNER endlich kam bei seiner unter möglichst ungezwungenen Verhältnissen stattfindenden Nachprüfung von EWALDS Versuchsergebnissen, die sich mit Lippenpfeife, Torpedopfeife, Pistole und Revolver besonders für die tieferen Tonlagen vollauf bestätigen ließen, zu der Anschauung, daß die von den verschiedenen Untersuchern beobachteten Reaktionen der labyrinthlosen Taube von den sensiblen Nervenendapparaten der Körperoberfläche her ausgelöst werden.

KUTTNER gelang es auch, die Verschiedenheit der von den einzelnen Beobachtern beschriebenen Versuchsergebnisse mit ziemlicher Sicherheit auf die methodischen Differenzen zurückzuführen und besonders die negativen Resultate von BERNSTEIN und MATTE durch die von diesen in Anwendung gebrachte fesselnde Schwebe und Dunkelkappe und die hierdurch bewirkte Herabsetzung und Beeinträchtigung der Perzeptionsfähigkeit zu erklären. Die überzeugendsten Resultate werden gewonnen, wenn das Tier ungefesselt und ungezwungen beim Einschlafen beobachtet wird.

Als besonders entscheidend für die taktile Wirkung der Schallreize betrachtet KUTTNER seinen Versuch an einem einseitig labyrinthlosen Tiere, das in seinem durch Dunkelkappe und Schwebefesselung hervorgebrachten somnolenten Zustande die durch einen Hörschlauch zugeleiteten Schallreize nur wenn sie auf der normalen, doch niemals wenn sie auf der operierten Seite zugeführt wurden, mit Reaktionen beantwortete.

d) Hörfähigkeit der Säuger.

Tonunterscheidung. Obere und untere Hörgrenze usw.

Wie schon bei den vergleichend physiologischen Bemerkungen über das Mittelohr hervorgehoben wurde, sind Bestimmungen über die Hörschärfe der Tiere ziemlich ausschießlich auf die Beobachtung der Reflexbewegungen angewiesen und wohl besonders angesichts der mangelnden Ausbildung einer geeigneten Methodik bisher nur beiläufig ausgeführt worden. Das gleiche gilt von der Bestimmung des Umfanges des akustischen Reizgebietes.

Eine bemerkenswerte Erweiterung der Methodik bedeutet die von Pawlow vorgeschlagene Methode der bedingten Reflexe der Speichelabsonderung, wie ferner die von Kalischer (205, 206) eingeführte Dressurmethode auf bestimmte Töne.

Die in Pawlows Laboratorium zunächst von Zeliony (439, 440, 370) bei Hunden angewendete Methode besteht darin, daß die bestimmten Schallreize mehrmals mit der Speichelabsonderungsreaktion auf das Einführen der diese Sekretion bedingenden Substanzen verbunden und dadurch in Assoziation gebracht werden, wodurch dann auch der Schallreiz zum Erreger des Speichelreflexes wird.

Im Gegensatz hierzu dressiert Kalischer seine Hunde auf bestimmte „Freßtöne“, bei denen sie nach dem Futter schnappen dürfen.

Bei Katzen verwendete Zeliony auch eine derartige Dressur, daß die Tiere bei einem bestimmten Ton zum Futterplatz laufen mußten (440).

Die vorliegenden Untersuchungen hatten bezüglich des Tonunterscheidungsvermögens das Ergebnis, daß Hunde bzw. Katzen noch Töne, die sich um $^1/_4$ Ton bzw. $^1/_2$ Ton unterscheiden, als verschiedene Reize verwerten. Schon eine verhältnismäßig geringe Veränderung des Tones in der Klangfarbe zog eine Verminderung oder das Verschwinden des Speichelreflexes nach sich. Wenn ein Ton nur ganz allmählich die Stärke erreichte, bei der sich gewöhnlich der bedingte Reflex ergab, so rief er den Reflex nicht hervor. Je weiter ein Ton in der Skala von dem Reflexton entfernt war, um so weniger vermochte er speicheltreibend zu wirken. Auch die einzelnen Töne eines den Reflex erregenden Akkordes lösten bei genügender Intensität die Reflexerscheinung aus.

Nach Kalischers Beobachtungen müßte den Hunden sogar ein absolutes Tongehör zugesprochen werden, da sie gleich bei Beginn der jedesmaligen Prüfung, auch wenn Tage dazwischen lagen, den Freßton sofort von den Gegentönen unterschieden. Ein Hund, der zwei Monate lang nicht geprüft wurde, reagierte schon nach zwei Versuchen wieder in gleicher Weise wie früher.

Auch einem Esel, der sich ebenfalls auf einen Freßton dressieren ließ und diesen von dem zunächstliegenden hohen und tiefen Tone zu unterscheiden vermochte, schreibt Kalischer ein absolutes Tongehör zu.

Bezüglich der unteren und oberen Hörgrenze hat Marx (279) mittels des Preyerschen Ohrmuschelreflexes beim Meerschweinchen Versuche angestellt, wonach die erstere am Ende der großen oder am Anfange der kleinen Oktave, die obere im Mittel in der siebenten Oktave lag. Die neugeborenen Tiere reagierten im allgemeinen besser, und besonders die obere Grenze war bei ihnen höher hinaufgerückt. Der Ausschlag der Ohrmuschel war bei hohen Tönen intensiver als bei den tiefen.

Weiße Mäuse reagieren nach Quix (331, 333) auf Töne zwischen c^2 und c^5.

Bezüglich der Cetaceen findet sich die exakt wohl noch nicht geprüfte Angabe, daß diese Wassersäuger zwar auf ein leichtes Geräusch im Wasser (wohl Wasserbewegung) reagieren, daß sie sich dagegen für Schallreize wie Schreien oder selbst neben ihnen abgefeuerte Flinten- und Kanonenschüsse refraktär zeigen (Boenninghaus, Hennicke).

Fälle von Taubheit bei Tieren mit krankhaften Veränderungen des Gehörorganes, wie z. B. MILLER bei einem Coyoten (*Canis ochropus*) beobachtete, gehören natürlich in das Gebiet der Pathologie und können nur bei systematischer Bearbeitung physiologische Bedeutung gewinnen.

Von der Taubheit der Tanzmaus und den als anatomisches Substrat für diesen Mangel aufgefundenen angeborenen Anomalien des Schneckenorganes wird an anderer Stelle noch ausführlich die Rede sein, worauf hier hingewiesen sei.

III. Die statischen Sinnesorgane der Wirbeltiere.

1. Die statischen Sinnesorgane der Fische.

a) Sinnesorgane der Seitenlinie.

Die Sinnesorgane der Seitenlinien der Fische und wasserlebenden Amphibien müssen hier kurz Erwähnung finden, da sie nach den allerdings bisher nicht bestätigten Versuchen von LEE (242, 243) Organe des Gleichgewichtssinnes darstellen.

Es sei hier an die oben ausführlich besprochenen gleichartigen Seitenorgane der Capitelliden erinnert.

In den ursprünglich als Sitz einer Schleimsekretion betrachteten Hautkanälen (Fig. 39) beobachtete LEYDIG (251) die zahlreichen

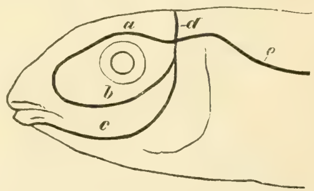


Fig. 39. Verteilung des Seitenkanalsystems bei Fischen. Schema. *a* supra-, *b* infraorbitaler, *c* mandibularer, *d* occipitaler, *e* lateraler, seitlich am Rumpf verlaufender Zug. Nach WIEDERSHEIM.

Sinnesorgane (Fig. 40), deren Funktion er in Beziehung zum Tastsinn stellte. Von F. E. SCHULZE (367) wurden sie dann als speziell für den Wasseraufenthalt eingerichtete Sinnesorgane angesprochen, die geeignet seien zur Wahrnehmung von Außenbewegungen des Wassers gegen den Fischkörper oder dieses gegen die fortgeleiteten Stoßwellen mit längerer Schwingungsdauer als sie den das Gehörorgan affizierenden Wellen zukommt.

FUCHS zog aus seinen an Selachiern angestellten Versuchen den Schluß, daß Schwankungen des Wasserdrucks die adäquaten Reize für diese Organe bilden, wie auch BONNIER (67) sie für den Orientierungssinn gegenüber Wasserströmungen in Anspruch nimmt, während RICHARD sie merkwürdigerweise mit der Regulierung der Gassekretion der Schwimmblase in Zusammenhang bringt.

LEE (243) beobachtete nun bei *Batrachus tau*, daß diese Fische, wenn ihnen die Brust- und Bauchflossen weggeschnitten werden, sich noch mit völliger Sicherheit im Wasser bewegen, sobald ihnen aber auch noch die Organe der Seitenlinie durch Elektrokauterisation zerstört werden, dazu nicht mehr imstande sind, vielmehr beim Vorwärts-

schwimmen seitliche Schwankungen des Körpers ausführen und auch nach künstlicher Drehung auf die Seite oder den Rücken ruhig in dieser Lage verharren. Daß nicht die Schwere des operativen Eingriffes und allgemeine Schwächung diese Störungen verursachen, schien durch das Ausbleiben derselben nach Ausbrennen gleich großer Hautstellen unter Schonung der Seitenlinie bewiesen.

Ferner konnte Lee bei Reizung des zentralen Stumpfes des Lateralnerven die gleichen bestimmten Flossenbewegungen beobachten, wie sie in seinen Versuchen bei Reizung des achten Hirnnerven eingetreten waren. Aus diesen Erscheinungen schließt er, daß die von den Organen der Seitenlinie nach dem Zentrum übermittelten Sinneserregungen zur Regulation des Körpergleichgewichts bei den Fischen beitragen.

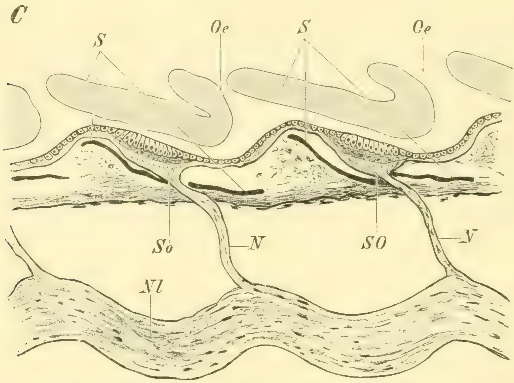


Fig. 40. Senkrechter Schnitt durch den Seitenkanal von *Amia calva*. *Nl* Stamm des Nervus lateralis, *N* Nerv des Sinnesorgans, *Oe* Oeffnung des Seitenkanals in das umgebende Medium, *S.S* Schuppen, *SO* in den Seitenkanal verlagerte Hautsinnesorgane. Nach Ellis aus Wiedersheim.

Nach alleiniger Durchschneidung der zu den Organen der Laterallinie führenden Nerven (s. Fig. 30) konnte wie Tullberg an seinen Karauschen so auch Parker (313, 314) keine wesentlichen Orientierungsstörungen bei Fundulus beobachten. Dieser sieht vielmehr mit F. E. Schulze in den Schwingungen ganz geringer Frequenz (6 pro Sekunde), wie sie bei Bewegung größerer Objekte im Wasser entstehen oder den Windwellen entsprechen, die adäquaten Reize für diese Organe. Später ist übrigens noch von Hofer (188, leider nicht zugänglich) über die Sinnesorgane der Seitenlinie gearbeitet worden.

Von wesentlicher Bedeutung für die Beurteilung der Funktion dieser Seitenorgane und Seitenlinien ist zweifellos die anatomische Tatsache, daß die sie versorgenden Nerven Facialis, Glossopharyngeus und Vagus mit dem Acusticus in dieselbe Kategorie gehören und daß sie alle aus demselben Zentrum entspringen. Es ergibt sich daraus eine bewerkenswerte Sonderstellung des ganzen „lateralen“ Nervensystems und des Gehörorganes wie ein morphologischer und histo-

logischer Gegensatz derselben zu allen übrigen Sinnesorganen des Integuments (WIEDERSHEIM, 421, p. 359).

Eine morphologische und wohl auch funktionelle Beziehung zwischen Seitenorganen und Labyrinth äußert sich auch darin, daß sich der Ductus endolymphaticus bei den Selachiern, bei denen er mit dem gleichnamigen Gebilde bei den übrigen Wirbeltieren zu homologisieren ist (WIEDERSHEIM, p. 433), frei gegen das umgebende Medium öffnet. Es führt uns das auf die schon von LEYDIG geäußerte Anschauung, wonach das Labyrinth eine Art höherer Entwicklungsstufe der Seitenorgane darstellt.

b) Die statischen Labyrinthfunktionen bei den Fischen.

α) Versuche an Cyclostomen.

Leider fehlen noch eingehende Untersuchungen über die nur mit einem bezw. zwei Bogengängen angestellten Cyclostomen. Nur CYON (96, 99) hat an Petromyzonten, deren vorderer und hinterer Bogengang in einer Kommissur zusammenstoßen und zusammen dem einfachen Bogengang der Myxinoiden gleichzuachten sind, Zerstörungen der Bogengänge vorgenommen und bei einseitiger Verletzung Manegebewegungen und drehende Bewegungen um die Längsachse beobachtet. Nach beiderseitiger Exstirpation der Bogengänge bewegten sich die Tiere im Kreise und wälzten sich um ihre Längsachse, blieben dabei öfters in Rückenlage und konnten nur schwer ihre normale Körperlage wiedergewinnen.

Entsprechend seiner Auffassung von dem Wesen der Bogengangsfunktion bezeichnet v. CYON das normale Verhalten der Neunaugen als das von Tieren, für die nur ein zweidimensionaler Raum existiert (99).

AYERS (16) gelang es nicht, nach beiderseitiger Entfernung der Bogengänge bei *Bdellostoma* eine Beeinträchtigung der normalen Schwimmbewegungen zu beobachten, während die einseitig operierten Tiere zuweilen die operierte Seite tiefer hielten.

Im übrigen findet sich über Cyclostomen nur noch eine gelegentliche, in weiterem Sinne hierher gehörige Beobachtung von KREIDL (220), wonach *Petromyzon Planeri* ebenso wie Haifische beim Drehen in einer Glasschale stets gegen die Drehrichtung schwimmt.

β) Versuche an Selachiern.

Weitaus die meisten Versuche über die Funktion der Bogengänge bei Fischen wurden an Selachiern angestellt. Am Menschenhai und bei *Raja* konnte SEWALL (374) Störungen der normalen Schwimmbewegung und Neigung, nach der verletzten Seite herumzurollen, als Folgen der Eröffnung des Sacculus beobachten. Nach weiterer Entfernung der Otolithen sah er die Tiere stets im Kreise schwimmen und endlich auch nach Exstirpation der Ampullen Beeinträchtigungen der Gleichgewichtslagen eintreten.

Auch die noch am abgeschnittenen Kopfe nach Rotation eintretenden Nachbewegungen der Augen erwiesen sich abhängig von denjenigen Teilen des Labyrinthes, deren Zerstörung dauernde Gleichgewichtsstörungen zur Folge hatte. Reizung der Vorhofssäckchen und der Ampullennerven löste heftigen Nystagmus aus. Operationen

an den Ampullen führten häufig auch ohne Gleichgewichtsstörungen Erbrechen herbei, wie es auch von Kreidl bei *Scyllium* beobachtet wurde.

Während Steiner (393, 395) einige Jahre später ein- und beiderseitige Bogengangsexstirpationen an Haifischen mit völlig negativem Erfolge betreffs irgendwelcher Bewegungsstörungen ausführte, hat dann zuerst Loeb (261, 262) durch exaktere Versuche jeden Zweifel darüber beseitigt, daß die Auslösung der „geotropischen Erscheinungen" beim Haifisch im Otolithenapparate erfolgt. Loeb präzisierte die Folgen der von ihm bei *Scyllium canicula* ausgeführten Operationen genauer.

Nach Entfernung der Otolithen aus dem linken Vorhofe wird die linke Seite um 20—50° oder noch mehr unter die Horizontalebene gesenkt gehalten. Das linke Auge blickt nach unten, das rechte nach oben, die kompensierenden Augenbewegungen sind modifiziert. Diese Erscheinungen verschwinden nach Entfernung auch noch des Otolithen der anderen Seite, dafür fehlt jetzt jeder Zwang, aus der beim Liegen oder Schwimmen eingenommenen Rückenlage in Bauchlage zurückzukehren.

Eröffnung des Vorhofs wie Ausschneiden großer Stücke aus den Bogengängen ohne Verletzung der Vorhofsnerven und der Ampullen führt nicht zu den erwähnten Störungen, wohl aber kann es zu Bewegungsstörungen kommen.

Nach Durchschneidung eines Hörnerven treten die gleichen Erscheinungen wie nach einseitiger Otolithenentfernung auf. Das Tier führt Reitbahnbewegungen und Rollungen nach der operierten Seite hin aus, kehrt diese Seite dem Schwerpunkt der Erde zu und krümmt gelegentlich den Körper konkav nach der verletzten Seite.

Diese Versuche wurden durch Kreidl (220) an *Scyllium canicula* und *catulus* bestätigt und erweitert. Wenn ein oder der andere Bogengang mit verletzt war, zeigten otolithenlose Haifische auch Rollbewegungen, wie sie bei Tieren mit Exstirpation der Bogengänge eintraten, wenn der Versuch gemacht wurde, sie auf den Rücken zu legen.

Die negativen Versuchsergebnisse von Steiner führt Kreidl vermutungsweise darauf zurück, daß dieser nur mit großen Exemplaren gearbeitet hat, die schwerer aus der Gleichgewichtslage zu bringen sind.

Wie die Versuche von Loeb so stimmen auch diejenigen von Kreidl ganz mit der Mach-Breuerschen Theorie überein.

Während der Drehung ihres Behälters schwimmen die Haifische stets der Drehung entgegen, und zeigen nach Aufhören der passiven Rotation eine derselben gleichsinnige Nachdrehung. An labyrinthlosen Haifischen gelang es Kreidl wegen der auch ohne Rotation eintretenden Drehbewegungen nicht, diese Verhältnisse zu prüfen. Bei otolithenlosen Haifischen blieb die unter dem Einflusse der Zentrifugalkraft normalerweise eintretende Schrägstellung (Neigung des Rückens gegen die Drehungsachse) aus.

Bezüglich der Loebschen Beobachtungen hat Bethe (47) nach späteren eigenen Untersuchungen auf die Inkonstanz mancher der nach Zerstörung eines Labyrinthes oder Durchschneidung eines Acusticus eintretenden Störungen hingewiesen und die Wichtigkeit der von Ewald auch am Haifisch nachgewiesenen Herabsetzung der Muskelkraft nach Labyrinthausschaltung wie auch die

Möglichkeit betont, die Labyrinthstörungen auf unsymmetrische Innervierung beider Körperhälften zurückzuführen.

In höchst bedeutungsvoller Weise hatte unterdessen Lee (239, 240, 241) unter Loebs Aegide die statischen Labyrinthfunktionen der Fische durch umfangreiche an *Galeus canis* exakt ausgeführte Versuchs- und Beobachtungsreihen ins einzelne gehend analysiert und mit den an höheren Wirbeltieren gewonnenen Ergebnissen in Einklang zu bringen verstanden.

Lee sieht in den Bogengängen mit ihren Ampullen und Cristae acusticae die Sinnesorgane für das dynamische Gleichgewicht, in den Vestibularteilen mit den Maculae und Otolithen diejenigen für das statische. Jedem Bogengang kommt nach Lee eine doppelte Funktion zu. Die hauptsächliche besteht in der Perzeption rotierender Körperbewegungen in der Ebene und nach der eigenen Körperseite des Kanals, die untergeordnete besteht in der Perzeption ähnlicher, doch entgegengesetzt gerichteter Bewegungen. Aus dieser doppelten Funktion ergibt sich die Notwendigkeit der Annahme zweier verschiedenartiger Nervenendigungen in jeder Crista.

Zerstörung eines einzelnen Kanals führt zu keiner wesentlichen Störung des dynamischen Gleichgewichts, doch ändern sich die kompensatorischen Bewegungen der Augen und Flossen, noch mehr bei weiterem Verluste auch des funktionell entgegengesetzten Bogenganges, wodurch Abweichungen der Augen und Flossen und Zwangsbewegungen verursacht werden, die von dem funktionell entgegengesetzen Paare ausgelöst werden. Die Auschaltung auch dieses Paares von Gängen stellt das normale Verhalten von Augen und Flossen wieder her, während jetzt Zwangsbewegungen im Sinne beider Kanalpaare auftreten können.

Zerstörung der drei auf einer Seite gelegenen Bogengänge bringt Augen und Flossen zur Abweichung und kann Roll- oder Manegebewegungen nach der betreffenden Seite zur Folge haben. Mit dem Verluste aller sechs Kanäle ist endlich das Kompensationsvermögen bei Drehungen in allen Ebenen aufgehoben.

Die Beobachtung der kompensatorischen Augen- und Flossenbewegungen von *Galeus canis* bei Drehung um verschiedene Achsen und in den Ebenen der verschiedenen Bogengänge oder in den dazwischenliegenden Ebenen ergab in weiteren von Lee durchgeführten Versuchsreihen, daß für jede einzelne Art der Drehung ganz bestimmte Kompensationsbewegungen eintreten. Dabei resultierten die bei Rotation in einer der zwischen den Ebenen zweier Bogengänge liegenden Ebene eintretenden Kompensationsbewegungen als algebraische Summe der jenen beiden Kanälen entsprechenden Bewegungen.

Da die mechanische Reizung der einzelnen oder gleichzeitig zweier Ampullen genau die gleiche Wirkung wie die Rotation in der entsprechenden Ebene hatte, so ergab sich auch aus diesen Versuchen, daß die beobachteten Kompensationsbewegungen durch die bei Drehungen (durch die Flüssigkeitsverschiebungen in den Bogengängen) in den Ampullen entstehenden Reize ausgelöst waren.

Bezüglich der Otolithenorgane konnte Lee feststellen, daß mechanische Reizung alle auch von den Ampullen her auslösbaren Augen- und Flossenbewegungen hervorrufen kann, daß einseitige Entfernung der Otolithen zu abnormen Stellungen der Augen, Flossen und des Körpers führt, beiderseitige Entfernung aber

die Erhaltung des statischen Gleichgewichts völlig aufhebt, während auf Rotation normal reagiert wird.

Die Durchschneidung des Acusticus hatte bei Lees Versuchstieren die gleiche Wirkung wie die Durchschneidung sämtlicher Ampullennerven und Otolithenentfernung auf der gleichen Seite. Der umgekehrte Erfolg bezüglich der Augen- und Flossenbewegungen trat bei elektrischer Reizung des Acusticusstumpfes ein, entsprach hier also der Reizung der einzelnen Ampullennerven.

Dieser ausführlichen Bearbeitung von Lee gegenüber bedeutet die Arbeit von Maxwell (285) im wesentlichen nur eine Bestätigung der Folgen der Reizung oder Entfernung der Ampullen. Wie Gaglio (147), der durch direkte Einspritzung von Cocain von außen her in der Utriculus die der Acusticusdurchschneidung oder Labyrinthzerstörung entsprechenden Ausfallserscheinungen bei *Scyllium catulus* erhielt, hat auch noch Quix (330) einige bestätigende Versuche am Labyrinth der Haifische angestellt.

Auf Grund seiner, wie diejenigen von Lee ebenfalls unter Loebs Aegide ausgeführten, Untersuchungen gelangte Lyon (269, 270) bemerkenswerterweise zu dem abweichenden Ergebnis, daß Haifische (*Mustelus canis*) auch nach Durchschneidung des Opticus und Acusticus wie auch nach Entfernung der Ampullen oder Durchschneidung aller Ampullennerven noch kompensatorische Augenbewegungen zeigen können.

γ) Versuche an Knochenfischen.

Versuche von Bethe.

Nach negativ verlaufenen Versuchen von Tommaszewicz (405) und Kiesselbach (209) hat später Bethe (44) am Flußbarsch (*Perca fluviatilis*), dem Rotauge (*Scardinius erythrophthalmus*) und dem Hecht (*Esox lucius*) die statische Sinnesfunktion der Labyrinthe experimentell untersucht. Die erstgenannten Fische erwiesen sich nur zur Totalexstirpation geeignet, während beim Hecht auch die Operation an einzelnen Kanälen gut gelingt.

Während des operativen Eingriffes am Labyrinthe und bei der Durchschneidung des Acusticus traten heftige Augenverdrehungen (Nystagmus) auf, und ein Zucken ging durch die ganze Körpermuskulatur.

Am ersten Tage nach beiderseitiger Labyrinthexstirpation zeigten die Barsche, sobald sie die Berührung mit dem Boden verloren und in höhere Wasserschichten emporstiegen, Drehungen um ihre Längsachse, die auch in den folgenden Tagen niemals ganz aufhörten und besonders bei Reizung durch Anstossen noch nach vielen Tagen mit solcher Heftigkeit auftraten, daß die Tiere schließlich erschöpft zu Boden sanken und auf der Seite liegen blieben, um erst nach einigen Minuten wieder die Bauchlage einzunehmen.

Wie labyrinthlose Tauben zeigten sie große Muskelschwäche und unsichere, hastige Bewegungen.

Wie die Barsche, so zeigten sich auch die Rotaugen desorientiert, schwammen in der durch die Massenverteilung im Körper bedingten Lage und fanden bei Berührung mit dem Gefäßboden durch den Hautsinn die Orientierung wieder.

Nach einseitiger Labyrinthexstirpation war eine schwache Neigung auf die operierte Seite zu bemerken, die sich in den folgenden Tagen noch verstärkte, wo auch durch starke Berührung oder passive Annahme der Rückenlage Drehungen um die Längsachse ausgelöst werden konnten. Nach dem 5.—6. Tage trat auch eine Verschiedenheit in der Atmung auf beiden Seiten auf, indem sich der Kiemendeckel der operierten Seite bei weitem nicht so stark hob wie der linke.

Durchschneidung eines Bogenganges, des Canalis posterior, beim Hechte, hatte fast die gleichen Erscheinungen zur Folge wie sie bei den anderen Fischen nach einseitiger Totalexstirpation zu beobachten waren.

Mit einer Modifikation der EWALDschen Methode des pneumatischen Hammers konnte BETHE weiter beim Hecht eine vollkommene Uebereinstimmung mit den von EWALD an der Taube gewonnenen Ergebnissen feststellen. War der im Wasser am Boden liegende Fisch am rechten Canalis posterior mit dem Hammer versehen, so bewegte er im Augenblick des Drückens den Kopf nach links und unten, also genau in der Richtung des rechten hinteren Bogenganges und zwar im Sinne der Strömung von der Ampulla fort. Zugleich trat Nystagmus des rechten Auges und Bewegung der rechten Brustflosse auf.

LYONS Versuche an der Flunder.

Bemerkenswerte Resultate hatten ferner die Versuche an Knochenfischen, die von LYON an der Flunder (*Pseudopleurinectes Americanus*) ausgeführt wurden. Bei diesem Plattfische steht infolge der asymmetrischen Entwicklung die Querachse des Gehirns im erwachsenen Zustande vertikal und ebenso stehen auch die ursprünglich horizontalen, äußeren Bogengänge vertikal, während die morphologisch vertikalen in Ebenen zwischen der vertikalen und horizontalen liegen. Danach wäre zu erwarten gewesen, daß die morphologisch horizontalen Kanäle jetzt die Bewegungen in vertikalen Ebenen vermitteln. Die Reizung eines solchen Kanales führte auch mit Sicherheit Augenbewegungen in der Ebene desselben Kanales herbei. Diese morphologisch horizontalen Bogengänge erwiesen sich aber sowohl bei der Flunder wie auch beim Haifisch viel reizbarer als die ursprünglich vertikalen, und die Reizung eines der letztgenannten hatte nur selten oder niemals bestimmte Augenbewegungen in der entsprechenden Ebene zur Folge, obwohl die kompensatorischen Bewegungen in diesen Ebenen normalerweise lebhafter waren als diejenigen in der Horizontalebene. LYON vermutet daher, daß diese kompensatorischen Bewegungen normalerweise auch noch „aus einer anderen Quelle stammen“.

Auch die bei den anatomisch sehr übersichtlichen und leicht kontrollierbaren Verhältnissen bei der Flunder exakt ausführbare Exstirpation von Bogengängen hob in einigen Fällen die entsprechenden kompensatorischen Bewegungen nicht auf, und selbst nach Entfernung aller Kanäle und Ampullen blieb einmal noch ein beträchtlicher Teil der kompensatorischen Bewegungen bestehen.

Im Gegensatze zu LEES Versuchen am Haifisch blieben auch nach Entfernung der großen (etwa 1 cm im Durchmesser) Otolithen bei der Flunder die erwarteten Störungen aus.

Es mag dahingestellt bleiben, ob, wie Lyon mit Loeb annimmt, die Flunder mit ihrem asymmetrischen Bau gerade ein besonders günstiges Objekt für die Funktionsprüfung des Labyrinthes darstellt. Immerhin wäre es wohl denkbar gewesen, daß hier funktionelle Besonderheiten zutage traten. Jedenfalls aber brauchen die negativen Versuchsergebnisse von Lyon nicht als schwerwiegende Einwände gegen die Mach-Breuersche Theorie und die Gültigkeit des von Lee gewonnenen Tatsachensystems aufgefaßt werden, zumal auch unter Kreidls Leitung als Fortsetzung ihrer gemeinsamen Studien an Tauben und Kaninchen die jetzt auch an Fischen angestellten eingehenden

Untersuchungen von Kubo über die vom Acusticus ausgelösten Augenbewegungen

die älteren Resultate sicherstellen und in vieler Hinsicht durch schätzenswerte Ergebnisse bereichern konnten.

Kubos (225) Versuche erstrecken sich vorwiegend auf Selachier, doch auch auf Knochenfische und Cyclostomen (*Scyllium canicula Acanthias vulgaris*, *Mustelus laevis*, *Raja clavata*, *Torpedo marmorata*, *Rhombus maximus*, *Pleuronectes platessa* und *Petromyzon marinus*).

Die Prävalenz der horizontalen Ampulle zeigte sich auch in diesen Versuchen; der horizontale Bogengang ist auf Reizung der empfindlichste. Die mechanischen oder galvanischen Reizungen der Bogengänge riefen einmalige Bulbusdrehungen und selten Nystagmusbewegungen hervor. Für jede Körperlage sind die Bulbuseinstellungen eigentümlich.

Bemerkenswert für den Ausfall der Versuche war es, daß sehr langsame Drehung in der Bauch- und Rückenlage bei einigen Fischarten Nystagmusbewegungen hervorruft, während schnelles Drehen nur eine Bulbusdeviation erzeugt.

Auch nach Exstirpation der Bogengänge tritt noch die Veränderung der Bulbusstellung je nach der Körperlage auf. Nach Wegnahme der Otolithen der einen Seite ist sie weniger deutlich und fehlt ganz nach Entfernung der beiderseitigen Otolithen.

Die, allerdings geringen, Bewegungsexkursionen der Otolithen bei ihrer gleitenden Verschiebung während des Lagewechsels des Körpers konnte Kubo mit freiem Auge bei Rochen und *Acanthias* beobachten, und ferner gelang auch der Nachweis, daß die durch Druck verursachte Verschiebung der Otolithen in der Bauchlage dieselbe Bulbusdrehung zur Folge hat, wie die bei der natürlichen Gleitung eintretende Verschiebung.

Versuche mit Entfernung der Otolithen zeigten aufs neue, daß die Veränderung der Bulbusstellung bei Lagewechsel des Körpers reflektorisch durch die Gleitbewegung der Otolithen der *Macula utriculi* und *sacculi* ausgelöst wird.

Weitere Versuche an Knochenfischen.

Von anderen Versuchen an Knochenfischen sei zunächst noch erwähnt, daß W. Ewald (126) beim Flußaal (*Anguilla vulgaris*) nach Zerstörung eines oder mehrerer Bogengänge Störungen in der Lokomotion erhielt, die in Drehungen um die Längsachse, Volten

(kleine Manegebewegungen), pendelnden Bewegungen und Aufwärtsbiegungen des Kopfes und Herüberneigen nach der operierten Seite bestanden. Bei einseitig operierten Tieren waren die Störungen stets in 7—12 Tagen wieder ausgeglichen. Sie waren aber nur quantitativ, nicht qualitativ von den bei doppelseitig operierten Tieren auftretenden Störungen unterschieden. Solche Tiere konnten sich überhaupt nicht mehr in normaler Weise vorwärts bewegen, führten besonders bei Reizung Drehungen und Volten aus und schwammen häufig auf dem Rücken.

Wie GAGLIO bei seinen Haifischen mit kokainisiertem Labyrinth, so fand auch EWALD bei seinen Aalen mit zerstörtem Labyrinth die Muskelkraft, die zahlenmäßig gemessen wurde, herabgesetzt.

Ganz ähnliche Bewegungsstörungen, Rotationen um die Längsachse und Manegebewegungen lassen sich nach A. FRÖHLICHS (145) Untersuchungen auch beim Seepferdchen (*Hippocampus*) im Anschluß an einseitige Labyrinthzerstörung beobachten. Der Sinn der Drehungen ließ dieselben als Folgen der Schwächung der gegenseitigen Muskulatur erscheinen. Damit stimmten auch oft die Neigung des Kopfes und die Biegung des Schwanzes nach der operierten Seite hin überein.

Auch die von ihm an einigen Wirbellosen nach Zerstörung der Otolithenorgane beobachtete Reflexsteigerung konnte A. FRÖHLICH beim Seepferdchen wieder beobachten.

Die Vertikalstellung des Körpers wird beim Seepferdchen nach FRÖHLICHS Versuchen durch die Labyrinthzerstörung nicht beeinflußt, da dieselbe durch die dem Kopfe unmittelbar benachbarte Schwimmblase aufrecht erhalten wird. Auch nach Aufhebung der vertikalen Lage durch Injektion von Wasser in die Schwimmblase tritt beim lebenden Seepferdchen offenbar kein statisches Sinnesorgan in Aktion, da keine Lagekorrektion und Orientierung erfolgt.

Aehnliche Bewegungsstörungen wie nach Zerstörungen der Bogengänge wurden bei Knochenfischen (*Fundulus*) übrigens von PARKER (312) auch nach Durchschneidung der Hörnerven beobachtet.

Endlich sei in diesem Zusammenhange noch erwähnt, daß auch die bei jungen Regenbogenforellen (*Salmo irideus*) auftretenden Erscheinungen der durch parasitäre Erkrankungen des Kopfknorpels verursachten Drehkrankheit auf Beteiligung der Labyrinthe zurückgeführt werden (s. 187).

c) Die Schwimmblase der Fische.

Bevor wir auf die im Rahmen dieses Abschnittes am wichtigsten erscheinende Funktion der Schwimmblase als eines statischen Sinnesorganes eingehen, soll hier ein kurzer Ueberblick über die sonstigen für dieses merkwürdige Organ nachgewiesenen oder angenommenen physiologischen Funktionen folgen.

α) Anatomisches.

Die Schwimmblase stellt ein durch dorsale Ausstülpung des Kopfdarmes entstehendes, in allen seinen Teilen außerordentlich veränderliches und anpassungfähiges Organ dar, das in der Regel retroperitoneal im Leibesraum zwischen Wirbelsäule und Darmkanal gelegen ist und aus einem unpaaren oder paarigen Sack mit bindegewebigen, elastischen und muskulösen Wänden besteht. In manchen Fällen finden

sich auch Ossifikationen der Wandung (Cobitis). Die Innenfläche ist glatt oder durch ein Trabekelsystem schwammartig, wie es an die Lungen der Dipnoer und Amphibien erinnert. Für die stammesgeschichtliche Umwandlung der Schwimmblase in die ja aus dem gleichen Mutterboden hervorgehende Lunge liegt zwar die Möglichkeit, doch bis jetzt kein zwingender Beweis vor (Wiedersheim, 421).

Eine Schwimmblase fehlt bei Amphioxus, den Cyclostomen wie auch den Selachiern (s. u. a. P. Mayer, 284). Der Verbindungsgang (Ductus pneumaticus) kann, wie bei allen Ganoiden und vielen Teleostiern offen bleiben (Physostomen) oder, bei anderen Teleostiern (Physoklisten) später obliterieren (Wiedersheim).

β) Akustische Funktion.

Für uns sind hier zunächst die eigentümlichen Beziehungen der Schwimmblase zum Labyrinthe der Fische von Interesse, auf Grund deren früher eine Beteiligung der Schwimmblase an den Funktionen des Gehörssinnes angenommen wurde. Diese Anschauung, die auch in letzter Zeit noch gelegentlich ihre Vertreter fand, kann indessen, wie schon Baglioni (19) in seiner großen Arbeit über die Schwimmblase betont, entsprechend der Wandlung unserer Auffassung von der Labyrinthfunktion und dem Hörvermögen der Fische nicht mehr aufrecht erhalten werden. Vielmehr steht die genannte Verbindung, wie wir noch sehen werden, im Dienste der statischen Sinnesfunktion.

Die angedeutete Anschauung nahm ihren Ausgang von der Entdeckung der Weberschen Knöchelchen (E. H. Weber, 417), einer bei gewissen Knochenfischen am Kopfende der Schwimmblase befindlichen Reihe kleiner Knöchelchen, die man früher mit den Namen der Gehörknöchelchen bezeichnete.

Auch Johannes Müller (295) schrieb der Schwimmblase ein akustische Funktion zu, indem er sie selbst da, wo sie nicht mit dem vermeintlichen Gehörorgane zusammenhing, als Resonator für die durch den Körper hindurchgehenden Schallwellen auffaßte.

Andere Anhänger des Hörvermögens der Fische verneinen dagegen eine solche Funktion der Schwimmblase (De Vescovi, 109).

Von neueren Autoren, die vom morphologischen Standpunkte aus eine Erhöhung der Gehörsempfindlichkeit noch für wahrscheinlich hielten, seien hier nur Nussbaum und Sidoriak (305, 375) genannt.

In einem ganz anderen Sinne kommt nun aber doch in gewissen Fällen der Schwimmblase eine akustische Funktion zu, insofern sie sich nämlich bei der Erzeugung der Laute, die manche Fische von sich geben, beteiligt. Sörensen (383) konnte bei einem amerikanischen Siluroiden, *Doras maculatus*, während der noch auf 100 Fuß Entfernung außerhalb des Wassers hörbaren Schallproduktion an der Schwimmblase konvulsivische Zitterbewegungen beobachten und feststellen, daß der Ton bei größerer Eröffnung der Schwimmblase bedeutend abgeschwächt wurde, aber auch nach Entfernung derselben noch ganz leise hörbar blieb. Sörensen suchte diese auch von Bridge und Haddon (70, 71) bestätigte Erscheinung, wie er in einer ausführlichen Studie (384) über Schwimmblase und Webersche Knöchelchen darlegt, auch experimentell hervorzurufen, bei *Gadus aeglefinus* und *G. morrhua* gelang es jedoch nicht, durch direkte oder indirekte elektrische Reizung der Blasenmuskulatur Töne hervorzubringen.

Fülleborn (146) konnte bei einem amerikanischen Raubfische,

Amia calva, durch Druck auf die Gegend der Schwimmblase die gleichen Geräusche hervorrufen, wie sie das Tier spontan erzeugt.

γ) Die hydrostatische Funktion,

der die Schwimmblase der Fische ihre Bezeichnung verdankt, wurde seit Borelli (De motu animalium) in dem Sinne aufgefaßt, daß die auf- und niedersteigenden Bewegungen des Tierkörpers im Wasser durch Aenderung ihres Volums und dementsprechend des gesamten spezifischen Gewichtes bewirkt würden und daß ihre Volumänderungen durch Ausdehnung oder Kompression ihrer Wandung infolge von Muskeltätigkeit zustande kämen (vgl. Baglioni, 19).

Eine Wandlung dieser Anschauung wurde erst durch die seitdem von anderen Autoren mehrfach bestätigten experimentellen Untersuchungen von Moreau (293) angebahnt, die zu dem Resultate führten, daß die Schwimmblase eine hydrostatische Funktion besitzt, indem sie durch Verminderung des eigenen Gewichtes des Fischkörpers den Fisch in die Lage setzt, sich mit einem minimalen Kraftaufwande seiner Muskeln auf einer bestimmten Wasserhöhe zu halten (vgl. im übrigen Bd. III, 1. Hälfte dieses Handbuches). Diese Wasserschicht kann mit einer anderen höheren oder tieferen gewechselt werden, wenn dieser Höhenwechsel langsam genug stattfindet, damit die Schwimmblase einen dem neuen Wasserdruck entsprechenden Füllungszustand erreichen kann, dessen Aenderung durch Gassekretion bzw. -resorption bewirkt wird (vgl. diesbezüglich Bd. I, 2. Hälfte dieses Handbuches).

δ) Schwimmblase und biologisches Verhalten.

Schon oben wurde bereits bemerkt, daß eine Schwimmblase keineswegs allen Fischen und auch nicht allen Teleostiern zukommt. Während man sich früher damit begnügte, die Fische mit und ohne Schwimmblase aufzuzählen, kam nur sehr allmählich die Auffassung zur Geltung, daß das Vorkommen oder Fehlen dieses Organes im Zusammenhange mit der Lebensweise der Fische steht. Day, Bridge und Haddon (70) erkannten zuerst den Zusammenhang zwischen dem Fehlen einer Schwimmblase und dem Grundleben der Fische, Cunningham und Thilo (402, 403) beschrieben die Rückbildung des Organes bei den Pleuronectiden während ihrer ontogenetischen Anpassung an das Grundleben; nach den ähnlichen an *Uranoscopus* ausgeführten wie den weiteren Untersuchungen von Baglioni an zahlreichen Fischen darf endlich die Tatsache als sichergestellt gelten, daß das Vorhandensein einer Schwimmblase in engster Beziehung zur freischwimmenden Lebensweise der pelagischen und nektonisch lebenden Fische steht, während das Fehlen des Organes bei den benthonischen Formen mit seiner Entbehrlichkeit für das Grundleben zusammenhängt.

ε) Die statische Sinnesfunktion der Schwimmblase

wurde durch die von Baglioni in seiner monographischen Studie, der wir uns im vorhergehenden bereits mehrfach angeschlossen haben, niedergelegten Untersuchungen experimentell begründet.

Baglioni setzte seine Versuchstiere zunächst künstlichen Druckänderungen aus und beobachtete dabei bei *Labrus viridis*

und *Serranus cabrilla* (Physoklysten) die auch schon von Moreau gelegentlich erwähnte Erscheinung, daß die Fische bei Druckverminderung mit heftigen, nach unten gerichteten und wohl koordinierten Schwimmbewegungen gegen die Folgen der Verminderung des Außendruckes, also gegen die Verminderung ihres eigenen relativen Gewichtes und die schädlichen Folgen der dabei stattfindenden Ausdehnung der Schwimmblase ankämpften, während die schwimmblasenlose *Scorpaena*, ohne irgendwelche Beunruhigung zu zeigen, in gewohnter Weise am Boden liegen bleibt. Diese Reaktion würde im freien Meere den Fisch in tiefere Wasserschichten führen und das geeignetste Mittel sein, die Ausdehnung der Schwimmblase zu beseitigen.

Während sich dieser Versuch auch an allen übrigen untersuchten Fischen bestätigen ließ, ergaben sich bei den schlechten Schwimmern, *Hippocampus* und *Syngnathus*, noch besondere Einrichtungen im Zusammenhange mit dieser biologisch bedeutungsvollen physiologischen Reaktion. Bei dem Seepferdchen, dessen vertikale Körperlage, wie schon A. Fröhlich (145) zeigte, nur durch die Schwimmblase garantiert wird, zeigte es sich nämlich, daß hauptsächlich nur der dünnwandigere Schwanzteil der Schwimmblase bei der Druckverminderung ausgedehnt wird, wodurch eine schräg nach unten gerichtete Körperstellung bedingt wird, die die in gleicher Richtung erfolgenden reflektorischen Schwimmbewegungen begünstigt. Bei *Syngnathus* dagegen ließ sich während der Druckverminderung ein Entweichen von Gasblasen durch einen mit dem After kommunizierenden Ductus pneumaticus beobachten, wie es bei den Physostomen durch den in den Oesophagus mündenden Luftgang geschieht.

Auch bei Fischen (*Serranus*), die in einiger Tiefe (40 m) gefangen waren und sogleich in ein Aquarium gebracht wurden, sah Baglioni die beschriebenen Bewegungen eintreten, die erst nach Tagesfrist gleichzeitig mit dem Schwinden der durch die Ausdehnung der Schwimmblase bedingten Auftreibung aufhörten. Gerade diese Beobachtungen lassen deutlich die beiden Mechanismen erkennen, durch die die Physoklysten die schädlichen Folgen der Ausdehnung ihrer Schwimmblase ausgleichen, einmal als schnell wirkendes Hilfsmittel das Aufsuchen größerer Tiefe und zweitens die freilich nur langsam zum Ziele führende Resorption der überschüssigen Gasmenge.

Auf künstliche Druckvermehrung besteht die Reaktionsbewegung der Physoklysten umgekehrt in koordinierten Schwimmbewegungen von unten nach oben hin.

Die Reaktionen erfolgen so regelmäßig und mit so wohl koordinierten und bestimmten Schwimmbewegungen, daß sie offenbar reflektorisch durch das Zentralnervensystem vermittelt werden, und die einzige mögliche Antwort auf die Frage, wo die diese Bewegungen reflektorisch auslösenden adäquaten Reize entstehen und einwirken, sieht Baglioni darin, daß eben die Schwimmblase auch dasjenige Sinnesorgan sein muß, in dem diese Reize entstehen und von dem aus die entsprechenden Erregungen dem Zentralnervensysteme zufließen.

Baglioni stützt sich bei dieser Auffassung auf die von Deineka nachgewiesene Gegenwart von Nervenendigungen in der Wandung der Schwimmblase, die durch Ausdehnung oder Zusammenpressung des Gasinhaltes erregt werden würden und erblickt eine wesentliche Stütze seiner Theorie in den bereits oben erwähnten, von Weber, Hasse (173), Bridge und Haddon, Bonnier (66), Starks (388) u. a. näher

studierten Beziehungen zwischen Schwimmblase und Labyrinth. Zweifellos kann es auch als ein besonderer Vorzug der BAGLIONIschen Auffassung von der kombinierten hydrostatischen und statischen Sinnes-Funktion der Schwimmblase vor der allein die hydrostatische Bedeutung anerkennenden Anschauung gelten, daß sich bei der letzteren für jene Labyrinthbeziehungen keine genügende Erklärung findet.

Schon HASSE (173) und auch BRIDGE und HADDON (70) waren zu der Auffassung gelangt, daß die Verbindung der Schwimmblase mit dem Labyrinthe durch die WEBERschen Knöchelchen dazu da sei, um das Gehirn von dem jeweiligen Spannungszustande der Blase zu benachrichtigen, und ihn ähnlicher Weise sieht sich BAGLIONI zu der Annahme gedrängt, daß die von der Schwimmblase ausgehenden Erregungen die reflektorischen Schwimmbewegungen unter Vermittlung des die Lage und Bewegungen regulierenden Labyrinthes auslösen.

Eine weitere Versuchsreihe führte zu dem Schlusse, daß auch die zur Ausgleichung einer künstlichen Aenderung des spezifischen Gewichtes langsam zutage tretende Sekretion oder Resorption von Gas einen reflektorischen Regulationsmechanismus darstellt.

Diese Funktion der Schwimmblase als Sinnesorgan für die Ermittlung der verschiedenen Wasserniveaus und zur Beseitigung ihrer Folgen gewinnt, wie BAGLIONI hervorhebt, auch für die gleichmäßige vertikale Verteilung der Knochenfische eine besondere Bedeutung.

2. Die statische Labyrinthfunktion bei den Amphibien.

Die statische Sinnesfunktion der Labyrinthorgane des F r o s c h e s hier gesondert zu betrachten, dürfte sich erübrigen, da dies erst vor einiger Zeit an einer leicht zugänglichen Stelle (GAUPP, 149, Bd. 3, p. 752) geschehen ist und die von GOLTZ (154) und anderen gewonnenen Ergebnisse dort wie auch in anderen Handbüchern (NAGEL, 303, Bd. 3, p. 782) in vergleichendem Zusammenhange und in ihrer grundlegenden Bedeutung für die MACH-BREUERsche Theorie gewürdigt sind.

Von anderen Amphibien scheint nur *Siredon pisciformis* in den Versuchen von LAUDENBACH (236, 237) Verwendung gefunden zu haben. Während nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation die typischen Bewegungs- und Orientierungsstörungen eintraten, waren nach ein- oder doppelseitiger Entfernung der Otolithen des Sacculus niemals solche bemerkbar. Das gleiche zeigte sich auch beim Frosch, dem nach Eröffnung der Labyrinthhöhle die Otolithen herausgespült wurden.

3. Die statische Labyrinthfunktion bei den Reptilien.

Das besondere Interesse, daß sich an die Mannigfaltigkeit der Bewegungsformen der Reptilien, das Laufen der Eidechsen, Kriechen der Schlangen und Schwimmen der Schildkröten, knüpft, gab TRENDELENBURG und KÜHN (407) Veranlassung, bei diesen Tieren den Einfluß der Ohrlabyrinthe auf die Bewegungen zu untersuchen. An

a) Schlangen

hatte schon früher HENRI (176) einige Versuche über die F o l g e n d e r e i n s e i t i g e n L a b y r i n t h e x s t i r p a t i o n ausgeführt. Seine Versuchstiere zeigten danach eine allgemeine Abschwächung und Ver-

langsamung der Bewegungen und die Neigung, sich nach der Operationsseite zu drehen. Der Kopf blieb nicht horizontal und war leicht nach der Seite der Verletzung geneigt.

Nach den Versuchen von Trendelenburg und Kühn an der Ringelnatter (*Tropidonotus natrix*) beträgt diese bei jeder Lage des Tieres bestehende Schiefhaltung des Kopfes meist einen Winkel von ungefähr 45°. Bei Erregung und Vorwärtsbewegung kommt noch ein häufiges Ausschlagen mit dem Kopfe nach der Operationseite hinzu.

Das Umdrehen aus Rückenlage erfolgt nach Henri stets über die unverletzte Seite. Im gleichen Sinne kamen rollende Drehungen über die Operationsseite in die Rückenlage und so fort zustande, wenn in den Versuchen von Trendelenburg und Kühn ein einseitig labyrinthloses Tier in Bauchlage frei in der Hand gehalten wurde. Während solche Rollungen beim Kriechen, offenbar durch Kontaktreize des Bodens verhindert, nicht eintraten, erfolgten sie in weit stärkerem Maße oft längere Zeit andauernd bei lebhaftem Schwimmen, auch kann die geradlinige Fortbewegung dabei, wie Fig. 41 zeigt, plötzlich durch Ausbiegen des Körpers nach der Operationsseite in engere oder weitere Spiraltouren und Kreisbewegungen übergehen. Auch schon beim langsamen Schwimmen liegt der Schlangenkörper schief im Wasser, mit der operierten Seite tiefer, und führt Schwankungen um die Längsachse aus.

Nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation schlenkert der Kopf der Ringelnatter haltlos hin und her und macht durch fortwährende Bewegungen nach rechts und links gleichsam alle Windungen der Körpers mit, während er normalerweise stets in der Schwimmrichtung geradeaus gehalten wird (Fig. 42 und 43).

Während jetzt auch oft Spiraltouren ausgeführt wurden, wurde bemerkenswerterweise, selbst bei verschlossenen Augen, die Rückenlage fast stets vollkommen gewahrt.

b) Eidechsen.

In ähnlicher Weise wie bei den Schlangen wurde die Ohrkapsel auch bei der Eidechse (*Lacerta agilis*) zugänglich gemacht (Fig. 44) und ausgeräumt. Die Störungen der Haltung und Bewegung des Kopfes waren hier nach einseitiger Exstirpation im wesentlichen die gleichen. Das Weiterrollen nach Umdrehung aus Rückenlage über die intakte Seite ließ sich hier auf eine mangelnde Arretierung der eingeleiteten Drehung zurückführen, zumal die Erscheinung auf rauhem Sandboden kaum, wohl aber bei mangelnder Bodenreibung auf glatter Unterlage eintrat.

Auch bei doppelseitiger Labyrinthexstirpation glichen die Störungen der Ortsbewegung wie besonders beim Schwimmen im wesentlichen den für die Ringelnatter oben genauer wiedergegebenen. Auch die Fähigkeit des Kletterns war bei den Eidechsen danach stark beeinträchtigt, da sie sich mit den Vorderbeinen nicht genügend festzuhalten vermochten.



Fig. 41.

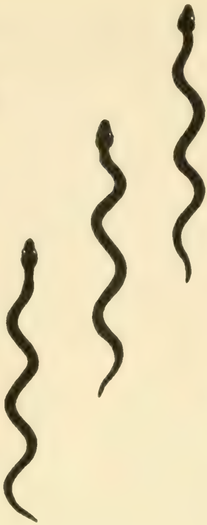


Fig. 42.



Fig. 43.

Fig. 41. Ringelnatter, rechtsseitige Labyrinthexstirpation, Störung der Ortsbewegung beim Schwimmen. Nach TRENDELENBURG und KÜHN.

Fig. 42. Ringelnatter, normale Kopfhaltung beim Schwimmen. Nach TRENDELENBURG und KÜHN.

Fig. 43. Ringelnatter, doppelseitige Labyrinthexstirpation. Bewegungsstörung beim Schwimmen. Nach TRENDELENBURG und KÜHN.

Fig. 44. Eidechse. Lage des Hautschnittes (rechts) und des Bohrloches (links) für die Labyrinthexstirpation. Nach TRENDELENBURG und KÜHN.



Fig. 44.

Auch die Abhängigkeit der

Kompensationsstellungen und -bewegungen des Kopfes und der Augen

von der Labyrinthfunktion konnten TRENDELENBURG und KÜHN bei der Eidechse aufs schönste nachweisen.

Ueber deren normales Verhalten verdanken wir bereits LOEB (263) wichtige Aufklärungen. Bei einer im Gegensatze zu ihrer sonstigen

Stumpfheit gegen passive Bewegungen außerordentlich empfindlichen Eidechse (*Phrynosoma blainvillii*) gelang es ihm, die Zusammensetzung der kompensatorischen Kopfbewegung aus einer geotropischen und einer heliotropischen Komponente zu zeigen. Bei passiver Rotation auf der Drehscheibe erwies sich nämlich bei geschlossenen Augen die während der Drehung erfolgende gegensinnige kompensatorische Kopfbewegung als nur sehr gering, während es zu heftigen gleichsinnigen Nachdrehungen kam. Bei offenen Augen waren dagegen die während der Drehung erfolgenden Kompensationsbewegungen ungemein kräftig, die Nachdrehung aber nur sehr gering. Loeb führt diesen Unterschied auf die Wirkung der Scheinbewegung der Objekte zurück, die sich während der Drehung zu den durch die Druckänderungen im inneren Ohr ausgelösten Bewegungen addieren, nach der Drehung dagegen sie teilweise aufheben. Bei Ausschließung der Scheinbewegung im mitbewegten Zylinder traten denn auch die gleichen Bewegungen ein wie bei geschlossenen Augen auf der gewöhnlichen Drehscheibe.

Trendelenburg und Kühn fanden bei *Lacerta* bei offenen wie mit Kollodium verschlossenen Augen keinen Unterschied der kompensatorischen Kopfbewegungen, die während der Rotation in einer Drehung des Kopfes entgegen der Drehrichtung bis zu einem Winkel von 80—90° mit der Längsachse des Tieres mit regelmäßigem Nystagmus des Kopfes und der Augen bestand, während nach der Drehung unter ebenfalls gleichzeitigem Nachnystagmus und Nachdrehung der Kopf aus der vorherigen Kompensationsstellung um einen Winkel von 140—180° im Sinne der Rotation bewegt wurde.

Nach einseitiger Labyrinthexstirpation wurde nun eine Kompensationsdrehung des Kopfes während der Drehung bei verschlossenen Augen nur dann ausgeführt, wenn die Drehung zur normalen Seite hin erfolgte, nach der Drehung dagegen nur dann, wenn sie zur Operationsseite hin erfolgt war.

Nach doppelseitiger Labyrinthzerstörung waren die kompensatorischen Kopfhaltungen bei Schräglagen des Körpers bei offenen Augen stark abgeschwächt und auch bei verschlossenen Augen oft noch in Spuren vorhanden. Die typischen Reaktionen auf der Drehscheibe waren bei Verlust beider Labyrinthe und Verschluß der Augen völlig verschwunden, bei offenen Augen fehlten nur die Nachbewegungen, während die Drehreaktionen selbst erhalten waren.

Bei den

c) Schildkröten,

bei denen sich das Labyrinth nur vom Mittelohr her erreichen ließ (Fig. 45), und die bei Auf- und Abwärtsdrehung des Körpers eine



Fig. 45. Schildkröte. Hautschnitt und Blick in das Mittelohr mit Kolumellastiel und Lage des Bohrlochs für die Labyrinthexstirpation. Nach Trendelenburg und Kühn.

starke Kompensation der Kopfstellung aufweisen, ließen sich auch die Augenbewegungen bei den Rotationsversuchen beobachten. Während diese im allgemeinen das gleiche Ergebnis wie bei den Eidechsen hatten, ließ sich jetzt nach beiderseitiger Exstirpation auch bei offenen Augen noch das Fehlen der Reaktionen während der Drehung nachweisen, sobald die Scheinbewegung der Objekte durch Mitdrehen des Gesichtsfeldes ausgeschlossen wurde.

An normalen Schildkröten hatte schon früher Cyon (99) beobachtet, daß während der Rotation bei Verhinderung von Verschiebungen des Netzhautbildes durch Mitbewegen des umgebenden Zylinders doch noch gut merkliche Kopfwendungen eintreten. Ferner teilt Cyon mit, daß die kompensatorischen Kopfbewegungen bei der Schildkröte ausbleiben, wenn die Drehung in einem Augenblicke beginnt, wo der Kopf des Tieres in die Schale zurückgezogen ist.

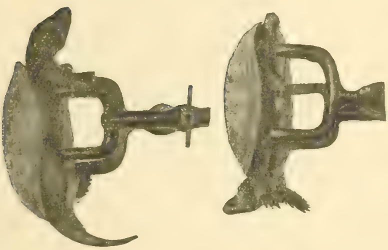


Fig. 46.



Fig. 47.

Fig. 46. Normale Schildkröte. Kompensationsstellungen des Kopfes. Nach Trendelenburg und Kühn.

Fig. 47. Schildkröte nach beiderseitiger Labyrinthexstirpation. Kompensationsbewegungen des Kopfes fehlen. Nach Trendelenburg und Kühn.

Die sonstigen Störungen zeigten sich in den Trendelenburg-Kühnschen Versuchen nach einseitiger Operation in einer Schiefhaltung des Kopfes, Tieferhängen der operierten Seite bei Bewegung im Wasser, und schwankendem Schwimmen; nach beiderseitiger Exstirpation verliert der Kopf seinen Halt und kann bei passiver Drehung nicht entsprechend kompensatorisch eingestellt werden, wie es normalerweise der Fall ist (Fig. 46 und 47).

Es sei noch erwähnt, daß auch noch van Rossem (359) außer an Fröschen, Tauben und Meerschweinchen an Schildkröten Labyrinthversuche angestellt hat.

4. Die statischen Sinnesfunktionen der Labyrinthorgane bei Vögeln und Säugern.

Eine erneute Zusammenfassung der Lehre von den Funktionen des Ohrlabyrinthes der Vögel und Säuger zu geben, lag hier nicht in

der Absicht, zumal dieselben mehrfach im Zusammenhange mit den am Menschen gemachten Erfahrungen ausführlich behandelt wurden (z. B. Nagel, 303; Stein, 392) und die Funktionen des Vestibularapparates erst in allerletzter Zeit von zwei berufenen Spezialforschern unter Berücksichtigung vergleichend-anatomischer und -physiologischer Tatsachen in ihren Grundzügen erschöpfend dargestellt wurden (Bárány und Wittmaack, 25).

Es sollen uns daher nur einige Erscheinungen von vergleichend-physiologischem Interesse hier beschäftigen.

a) Tiere mit nachgewiesenen oder angeblichen anatomischen und funktionellen Labyrinthanomalien.

α) Tanzmaus.

Eine außerordentliche Förderung der Probleme der Bogengangsfunktion ließ sich nach der ersten verdienstvollen Mitteilung von Rawitz (342) erwarten, wonach sich bei der japanischen Tanzmaus als anatomisches Substrat für die charakteristischen Kreisbewegungen, die diese Tiere ausführen, eine hochgradige Veränderung des Labyrinthes und Reduktion der Bogengänge auf einen einzigen jederseits finden sollte. Mit großem Enthusiasmus wurden denn auch diese Angaben zunächst von v. Cyon (97, 99) für seine Auffassung der Labyrinthe als Organe des Raumsinnes und der Orientierung verwertet. Erst die mühevollen Nachprüfungen und Untersuchungen besonders von Alexander und Kreidl (7, 8, 9, 11) und von Zoth (443, 444) haben die Tatsachen soweit geklärt, daß sich frei von Uebertreibungen ein Bild des wahrscheinlichen Sachverhaltes geben läßt.

Die japanische Tanzmaus ist ein durch Domestikation und fortgesetzte Züchtung entstandenes Degenerationsprodukt der Hausmaus.

Taubheit der Tanzmaus.

Nach übereinstimmendem Berichte von Rawitz, Alexander und Kreidl und Zoth sind diese Tiere im Gegensatze zu normalen weißen Mäusen völlig taub. Während diese bei jeder Art von Geräuschen und den meisten Tönen mit Bewegungen oder Zuckungen des Kopfes oder Körpers reagieren, zeigen die Tanzmäuse auf alle diese akustischen Reize keine Reaktionen. Auch Panse (309, 310) konnte keine Reaktionen auf Schallreize beobachten, und gegenüber v. Cyons angeblich unzweifelhafter Feststellung, daß sie die in ihrer Höhe den eigenen Schmerzäußerungen der Tiere entsprechenden Töne der Königschen Galtonpfeife zu hören vermögen, fällt das völlig negative Ergebnis der noch durch andere Versuche gestützten Nachprüfung dieser Angaben durch Zoth schwer ins Gewicht. Auch später noch berichtet v. Cyon (100) von einigen Tanzmäusen, die im Gegensatze zu anderen, die nicht auf die Galtonpfeife reagierten, dem Pfeifen sehr gern zuhörten und bis zur Ecke des Käfigs liefen, „um dem Pfeifen besser zuzuhören“.

Nach Rawitz zeigten sich die albinotischen Tanzmäuse, die keine nervöse Unruhe wie die anderen aufwiesen, nicht taub, und Yerkes (435, 436) gibt an, daß die jungen Tiere während der dritten Woche ihres Lebens 2—5 Tage lang auf bestimmte Töne reagieren, und daß dieser Zeit eine deutliche Veränderung ihres sonstigen Verhaltens vorausgeht.

Zuletzt hat Quix (331, 333) die Reaktionsfähigkeit auf Töne bei Tanzmäusen und normalen weißen Mäusen verglichen und aufs neue feststellen können, daß die Tanzmäuse in diesem Sinne als absolut taub zu bezeichnen sind, während andere weiße Mäuse auf Töne zwischen e^2—c^5 reagierten. Entsprechend den individuell verschiedenen anatomischen Defekten, von denen noch die Rede sein soll, existieren vielleicht bei den Tanzmäusen auch individuelle Verschiedenheiten der Schallreaktionsfähigkeit, durch die sich die wenigen positiven Beobachtungen erklären ließen.

Defekte im Labyrinth.

Dem absoluten oder fast absoluten Fehlen der Reaktionen auf Schallreize entspricht nämlich bei den Tanzmäusen ein hochgradiger Defekt in der Schnecke. Schon Rawitz (342) erwähnt, daß das Cortische Organ zwar in allen Windungen erhalten ist, daß aber die Hörzellen hochgradig entartet sind. Ebenso fanden sich die Zellen des Ganglion spirale, sowie die zu denselben tretenden und von ihnen abgehenden Nervenfasern degeneriert. Ganz besonders trat die Degeneration an den an Zahl sehr verminderten und an Gestalt stark geschrumpften Ganglienzellen hervor. Die Schnecke sollte nach Rawitz ferner in weiter und direkter Kommunikation mit dem Utriculus stehen.

Während im Gegensatze hierzu Panse (310) das Epithel des Cortischen Organes ganz vorzüglich erhalten fand, bestätigten und berichtigten die Untersuchungen von Alexander und Kreidl (8) die schweren Veränderungen der Pars inferior des häutigen Labyrinthes. An der Macula sacculi fanden sich Verkleinerung der ganzen Nervenendstelle, Herabsetzung der Zahl und teilweise gänzliches Fehlen der Sinneszellen, Abplattung der vorhandenen, einseitiges oder beiderseitiges Fehlen der Otolithen. An der Papilla basilaris cochleae fehlten in einem Falle gänzlich die Pfeiler; Pfeiler- und Haarzellen waren durch ein cylindrisches bis plattes Epithel ersetzt. Auch sonst fehlten die Haarzellen bei fehlenden Pfeilern, ohne aber bei Erhaltung der Pfeiler stets vorhanden zu sein. Ebenso wiesen auch das Epithel des Sulcus spiralis internus und externus, die Hensenschen Bögen und Zellen, die Cortische Membran verschiedenartige Veränderungen oder Defekte auf.

Aeste und Wurzeln des Ramus sup. und med. des achten Hirnnerven zeigten verminderte Zahl der Nervenfasern und lockere Bündelung, und auch der Ramus inferior (N. cochleae) war in demselben Sinne verdünnt.

Die beiden Vestibularganglien waren verkleinert, das Ganglion spirale hochgradig geschwunden.

Hinsichtlich der Verwertung dieser wechselnden anatomischen Befunde für die Beurteilung der akustischen Funktion dieser Teile des inneren Ohres der Tanzmäuse muß besonders betont werden, daß sich hieraus allein komplette Taubheit noch nicht zwingend ergibt, da sich oft auch manche Regionen anatomisch intakt erwiesen. Allerdings liegt es nahe, für diese dann eine funktionelle Unterwertigkeit oder Unbrauchbarkeit anzunehmen.

Es braucht kaum noch hervorgehoben zu werden, daß diese Beobachtungen über Taubheit und Labyrinthdefekte bei der Tanzmaus eine weitere wertvolle Stütze für die Lehre von der

Lokalisation der akustischen Erregbarkeit, für das Nervenendorgan in der Schnecke als Ort der Transformation der akustischen Reize in Nervenerregung bilden. Wenn auch die beschriebenen Defekte größtenteils mit den an anderen Tieren durch schädigende Schalleinwirkungen hervorgerufenen übereinstimmen und die untersuchten Tiere wohl mehrfach starken Schallreizen ausgesetzt worden waren, handelt es sich, wie die weiteren Untersuchungen von Alexander und Kreidl (9) ergeben haben, hier doch um angeborene Eigentümlichkeiten.

Bogengänge und statischer Sinn der Tanzmaus.

Was nun die Tanzmäuse besonders interessant zu machen schien, war die von Rawitz aufgestellte und weiterhin hartnäckig verteidigte (343, 344, 345) wie auch von v. Cyon unterstützte Behauptung, daß im Labyrinth der Tanzmaus nur ein normaler Bogengang, und zwar der obere vorhanden sei. Weder Panse noch Alexander und Kreidl noch Kishi (210) konnten dies nach ihren Schnittserien bestätigen, und nachdem auch Baginsky (18) nach dem von Rawitz angewendeten und daher auch von seinen Gegnern verlangten Plattenmodellierverfahren nach Born bei einer Tanzmaus drei normale Bogengänge fand, werden die von Rawitz gemachten Angaben weiter mit der nötigen Skepsis zu betrachten und jedenfalls nicht zu verallgemeinern sein. Besonders gilt dies auch von der Feststellung, daß diejenigen Tiere, die nur eine Ebene haben sollten, in der sie sich ungehindert fortbewegten, nur einen normalen Bogengang haben, daß dagegen die Tanzmäuse, bei denen er später zwei Bogengänge fand, sich nach v. Cyons Beobachtungen in zwei Ebenen zu orientieren vermochten.

Die einzige Veränderung, die Alexander und Kreidl an den Bogengängen der Tanzmaus zweimal einseitig und einmal doppelseitig feststellen konnten, die sich aber auch in einem Falle bei der gewöhnlichen Hausmaus fand, war das Fehlen der knöchernen Scheidewand zwischen lateralem und hinterem Bogengange an ihrer Kreuzungsstelle.

Eine der bemerkenswertesten Erscheinungen, die die Tanzmaus bietet, ist ihre zuerst von v. Cyon beschriebene völlige Freiheit vom Drehschwindel, die auch Alexander und Kreidl im Gegensatze zu dem starken Rotationsschwindel der normalen weißen Maus betonen. Den galvanischen Schwindel konnten diese beiden Forscher jedoch ebensogut bei Tanzmäusen wie bei anderen hervorrufen. Sie kommen daher zu dem Schlusse, daß für den galvanischen Schwindel das anatomische Substrat offenbar noch ausreicht, während der fehlende Drehschwindel durch die von ihnen gefundene Faserarmut der Bogengangnerven und die atrophische Verkleinerung der beiden Vestibularganglien erklärt werden kann, beziehungsweise auf einer rein funktionellen Störung des peripheren Sinnesorganes beruht.

Des weiteren sprachen Alexander und Kreidl, im Gegensatze zu Cyon, der Tanzmaus nur ein mangelhaftes Vermögen der Erhaltung des Körpergleichgewichtes in schwierigen Situationen zu und sahen dies in den oben erwähnten Veränderungen des Sacculus, der beiden Vestibularganglien und der entsprechenden peripheren Nervenäste begründet.

Allerdings zeigen sich die Tanzmäuse, im Gegensatze zu normalen weißen Mäusen, die die gestellten Aufgaben spielend lösten, dem Laufen über einen schmalen Steg und ähnlichen Anforderungen in keiner Weise gewachsen. Die Tiere kommen nicht hinüber und stürzen leicht ab.

Der erwähnten Auffassung steht indessen diejenige von Zoth gegenüber, der die allgemeine Muskelschwäche der Tanzmäuse zum Gegenstande näherer Untersuchungen machte und fand, daß die Muskelkraft der Tanzmaus, auf das gleiche Körpergewicht bezogen, um mehr als $^1/_3$ geringer ist als die der weißen Maus.

Nach Zoth beruht nun die anscheinende Herabsetzung des Gleichgewichtsvermögens bei der Tanzmaus zum Teil auf der von allen Beobachtern konstatierten Aufgeregtheit und Unruhe der Tiere, und zum anderen Teile auf der verminderten Leistungsfähigkeit ihres Muskelapparates. Durch etwas andere Anordnung der Versuche von Kreidl, vor allem durch Ersatz des Blechsteges durch mit Tuch überzogenes Holz kam Zoth zu dem Schlusse, daß sich die Unsicherheit in der Erhaltung des Gleichgewichts ziemlich vollkommen beheben läßt, wenn man der Tanzmaus durch Anbringung rauher Flächen das Festhalten erleichtert.

Es darf hiernach wohl zunächst noch als unentschieden betrachtet werden, wieweit die histologischen Abweichungen im Labyrinth an dieser Unterlegenheit der Tanzmaus gegenüber der weißen Maus beteiligt sind.

Auch Quix (333) gewann übrigens aus seinen eigenen Versuchen den Eindruck, daß die Tanzmaus die geringere Gewandtheit in der Erhaltung des Gleichgewichtes auf einem Stege besitzt. Auch im Herauf- oder Herabspringen weist die Tanzmaus bei weitem geringere Leistungen auf, und besonderes Interesse verdient ferner auch noch die von Quix gefundene Tatsache, daß die Tanzmaus im Gegensatze zur gewöhnlichen weißen absolut unfähig ist zu schwimmen, daß sie sich vielmehr im Wasser völlig desorientiert zeigt und alsbald ertrinkt.

Die gewöhnlichen Bewegungsanomalien der Tanzmaus.

Wenden wir uns nun endlich zu denjenigen Bewegungsanomalien, der die Tanzmaus ihren Namen verdankt und die auch das wissenschaftliche Interesse zuerst auf dieses Objekt lenkten, die aber dann gegenüber den übrigen Befunden in den Hintergrund traten.

Zeitweilig verhält sich die Tanzmaus ganz ruhig in ihrem Käfig. Wenn sie darin umherläuft, fällt im Vergleich mit anderen Mäusen nur der breitspurige, wackelnde Gang und die beim Laufen ausgeführten Zickzacklinien auf. Die Tanzmaus kann aber auch unter Umständen ein Stück weit die gerade Richtung einhalten, wie Zoth beobachtete. Nach Rawitz dagegen, wie auch nach Alexander und Kreidl, führen alte wie junge niemals gradlinige Bewegungen aus.

Die Laufbewegung geht nun sehr leicht in die diesen Tieren eigentümliche Tanzbewegung über, in rasende Kreisbewegungen, die entweder um einen im Wege stehenden oder liegenden Gegenstand herum oder auch um ein unsichtbares Zentrum herum ausgeführt

werden. v. Cyon unterscheidet dabei verschiedene Tanzformen, zunächst die gewöhnliche Manegebewegung eines einzelnen Tieres in regelmäßigen größeren Kreisen, dann die Walzerbewegung zu zweien, wobei jede Maus ihre Schnauze neben dem After der anderen hält, und drittens den Solotanz, der in rasender Umdrehung auf der Stelle besteht und stundenlang (v. Cyon) fortgesetzt werden kann. Zoth zählte einmal 79 mitten im Käfig um ein Stückchen Semmel herum hintereinander ausgeführte Drehungen.

Manche Mäuse tanzen dabei fast stets nur rechts herum, und wieder andere bald rechts und bald links herum. Eine Erblichkeit der Bevorzugung der Drehung nach einer bestimmten Seite ließ sich in Yerkes' (436) Versuchen nicht nachweisen.

Bemerkenswert war den verschiedenen Beobachtern der willkürliche Charakter dieser „Zwangsbewegungen". Welcher Anlaß es ist, der den Drehtanz jedesmal auslöst, ließ sich nicht genau feststellen. Nach Rawitz ist es die nervöse Unruhe, die Quix in der Taubheit begründet sieht, nach v. Cyon soll der Kotgeruch dabei eine Rolle spielen, Alexander und Kreidl finden keine befriedigende Erklärung. Und ebensowenig läßt sich die Beziehung dieser höchst eigentümlichen physiologischen Bewegungsanomalie zu den anatomischen Abnormitäten trotz der mehrfachen Untersuchungen über diesen Gegenstand mit Sicherheit präzisieren. Alexander und Kreidl sprechen sich dafür aus, daß die Tanzbewegung entweder in den beschriebenen Veränderungen der peripheren Nervenäste und der Ganglien oder in einer funktionellen Beeinträchtigung irgendwelcher Teile des Gehörorganes begründet sei. Die Bewegungen erscheinen als der Ausdruck eines Mangels der zum Zentrum hingeleiteten Impulse des Sinnesorganes, insbesondere des Mangels der normalen Drehempfindung, der sich durch die gefundenen anatomischen Veränderungen erklären ließe.

β) Purzeltauben und Tanzenten.

Die bei der Tanzmaus zu beobachtenden Bewegungsabnormitäten entbehren nicht der Analogie bei anderen domestizierten Tieren. So sind schon länger bekannt die Purzeltauben, deren Eigentümlichkeit darin bestehen soll, daß die Tiere sich in ganz normaler Weise hoch in die Luft erheben, beim Herunterfliegen aber sich entweder nach vorn über den Kopf oder nach hinten über den Nacken wiederholt überschlagen, ehe sie den Boden erreichen. Gegenüber diesen Luftpurzlern erwiesen sich die von Rawitz (346) beobachteten Tauben (Männchen und Weibchen) als Bodenpurzler. Sie konnten sich nur wenige Zentimeter über den Erdboden erheben, da sie sich bei dem Versuche, zu fliegen, nach hinten über den Nacken überschlugen und dann mit gespreizten Flügeln und Beinen zur Erde kamen. Auf jedes Erheben erfolgte immer nur ein einmaliges Ueberschlagen. Nach mehrmaligem Aufscheuchen sanken die Tiere auf die Fersen und den Schwanz zurück.

Auch wenn man sie aus Manneshöhe fallen ließ, überschlugen sich die Tiere ein oder mehrere Male und kamen wie nach spontanem Auffliegen wieder zu Boden.

Im Gegensatze zu der Erwartung, entsprechend diesen hochgradigen Gleichgewichtsstörungen Defekte des Bogengang-

apparates zu finden, erwies sich derselbe bei Rawitz makroskopischer wie mikroskopischer Untersuchung als vollkommen normal und mit dem der normalen Taube übereinstimmend.

Aus allerjüngster Zeit verdanken wir nun Kolmer (217) die Mitteilung, daß es auch Tanzenten gibt, die in einer großen Entenzucht nicht selten auftreten. Sie unterscheiden sich schon bald nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei von ihren Geschwistern durch eine Tendenz zu Manegebewegungen nach beiden Seiten hin.

Ein 5 Monate altes Tier, das Kolmer näher beobachtete, zeigte im Vergleich zu normalen Enten einen stärker watschelnden Gang in Zickzacklinien. Wenn es gejagt wurde, war es nicht imstande zu fliehen, sondern setzte sich mit gekrümmten Beinen ratlos nieder.

Kreisbewegungen traten auf dem Lande meist nur auf, wenn das Tier im Stalle allein war. Auf dem Wasser aber traten sie meist schon nach wenigen Ruderschlägen auf, wobei die Kreise darin immer enger wurden und das Tier sich schließlich am Platze drehte. In Gesellschaft anderer Enten konnte das Tier aber auch längere Zeit geradlinige Bewegungen ausführen.

Wie eine geblendete Tanzmaus zeigte auch die Tanzente bei verbundenen Augen eine außerordentlich große Unbeholfenheit der Bewegungen. Von Kopf- und Augennystagmus war im Gegensatze zum normalen Tier bei Drehung kaum eine Spur zu bemerken. Taubheit schien nicht zu bestehen.

Bei der großen Uebereinstimmung der Erscheinungen mit den von der Tanzmaus her bekannten wird man den in Aussicht gestellten Ergebnissen der histologischen Untersuchung des Ohrlabyrinths mit Interesse entgegensehen dürfen. Makroskopisch war auch hier an den Bogengängen keine Abnormität zu finden.

γ) Angeborene Labyrinthanomalien bei anderen Säugern.

Die von Rawitz inaugurierten Untersuchungen an Tanzmäusen und die dabei aufgefundenen physiologisch bedeutungsvollen Beziehungen zwischen funktionellen und anatomischen Anomalien des inneren Gehörorganes haben nun weiter auch die exakte Inangriffnahme der sich aus den gelegentlich bei anderen Tieren vorkommenden Labyrinthanomalien ergebenden Probleme zur Folge gehabt.

Es handelt sich dabei vorwiegend um die bei anderen ebenfalls domestizierten Tieren, Katzen und Hunden, zugleich mit anderen Degenerationserscheinungen, wie besonders Albinismus, auftretenden Fälle von angeborener Schwerhörigkeit oder totaler Taubheit, die auch beim Menschen ja bekanntlich ihre Analogien finden.

Auf das Zusammentreffen von schweren Störungen des Gehörssinnes mit Albinismus hat für Mensch und Hund bereits 1769 Buffon (77), für die Katze 1799 Blumenbach und später Darwin hingewiesen.

Der Nachweis und die Erforschang der entsprechenden anatomischen Anomalien der Labyrinthorgane ist aber erst in jüngster Zeit zum Gegenstande eingehender Untersuchungen geworden. Dabei hat sich durch die Arbeiten von Rawitz (340, 341, 347), wie besonders diejenigen von Alexander (6, 12, 13), ferner auch die von Beyer (50), Ruttin (361) u. a. bereits eine gewisse Summe von Ergebnissen gewinnen lassen, so daß von Alexander (12) auch schon

der Versuch gemacht worden ist, die aufgefundenen anatomisch-histologischen Abweichungen in verschiedene Typen einzuteilen. Alexander unterscheidet von angeborenen Labyrinthanomalien:

1) sacculo-cochleare Degeneration,
2) Acusticusatrophie,
3) Gefäßarmut des Labyrinthes, besonders der Schnecke,
4) Ueberfüllung der Schnecke mit Blutgefäßen,
5) atypische Entwicklung der Papilla basilaris und des peripheren Cortischen Organes.

Es würde uns hier zuweit auf das Gebiet der vergleichenden pathologischen Anatomie führen, wollten wir die angedeuteten Ergebnisse hier ausführlicher wiedergeben. Auch sind dieselben erst vor einigen Jahren von Quix (332) zusammenfassend dargestellt worden. Andererseits haben sich ins Einzelne gehende physiologische Schlüsse auch noch kaum auf diesem Wege gewinnen lassen, und für den Physiologen ist zunächst nur das allgemeine Resultat dieser noch jungen Spezialuntersuchungen von Bedeutung, daß die angeborenen funktionellen Ausfallserscheinungen im Gebiete des Gehörssinnes auch von angeborenen Anomalien des inneren Ohres, insbesondere des Acusticus und der Schnecke begleitet sind, in denen sie offenbar ihre anatomische Grundlage finden.

Es fehlt übrigens auch nicht an einem Gegenstück zu diesen anatomischen und physiologischen Rückbildungserscheinungen, denn, wie Alexander (14) nachgewiesen hat, zeigen Tiere, wie Maulwurf und Blindmaus, die einen angeboren defekten Sehapparat haben, eine vikariierend höhere Ausbildung ihres Gehörorganes, die sich in der relativen Querschnittsgröße des Schneckenkanals, der reichen Zahl der Sinneszellen und der Größe des achten Hirnnerven ausdrückt.

Beim Maulwurf ließ sich, zum erstenmal an einem höheren Säugetier, auch eine Macula neglecta Retzii nachweisen, deren Ueberreste Wittmaack (426) auch beim Menschen fand.

b) Angeblicher Zusammenhang von Labyrinth und Orientierungssinn bei Brieftauben und Fledermäusen.

Ob die Dimensionen der Bogengänge, wie v. Cyon (99) angibt, bei den Brieftauben stets bedeutend größer sind als bei gewöhnlichen Tauben, scheint noch der Nachprüfung zu bedürfen. Im übrigen sollen die Brieftauben hier nur Erwähnung finden, um die Unhaltbarkeit der zuerst von Viguier (413) geäußerten und teilweise auch von Reynaud (352) vertretenen Hypothese hervorzuheben, daß das Labyrinth als Organ für die Auffindung des Ausgangspunktes anzusprechen sei. Aus den in sinnreicher Weise durchgeführten Versuchen von Exner (127, 128, 129) ist mit Sicherheit hervorgegangen, daß das Labyrinth in diesem Sinne kein Orientierungsorgan darstellt. Exner ging von dem Gesetze aus, daß die Verwertung von Empfindungen stets mit Fehlern behaftet ist und suchte die vom Labyrinth vermittelten Empfindungen seiner Versuchstiere während der Hinreise durch Schwenken und Drehen des überdies verhüllten Korbes oder durch galvanische Reizung möglichst fehlerhaft zu gestalten. Weder die so behandelten noch auch eine während der Dauer der Hinreise narkotisierte Taube standen den normalen Kontrolltieren in der Fähigkeit und Schnelligkeit, den Heimweg wiederzufinden, nach.

Die auf der Hinreise gemachten Erfahrungen können es demnach allein nicht sein, die das Tier beim Rückfluge orientieren. Normalerweise ist wohl der Gesichtssinn und das Gedächtnis für Oertlichkeiten wesentlich beteiligt (EXNER, 129), v. CYON (98, 99) zieht auch noch einen speziellen Spürsinn, der in der Nasenschleimhaut seinen Sitz haben soll, heran.

Aus neueren Beobachtungen, wie unter anderen diejenigen von SCHNEIDER (366), geht jedenfalls hervor, daß es sich bei dem Rätsel der Brieftauben um kein mystisches vererbtes Vermögen, sondern um die Verwertung von Erinnerungsbildern und Erfahrungen handelt.

Auch für die Fledermäuse bemerkt v. CYON (99, p. 248) beiläufig, daß sie auffallend große und gut entwickelte Bogengänge besitzen. ROLLINAT und TROUESSART (354) haben aus ihren Versuchen, in denen Fledermäuse zwar nach Blendung oder Abschneiden des Ohres im Fluge alle Hindernisse (ausgespannte Fäden, Holzpfähle usw.) geschickt vermieden, nach Verstopfen des Gehörganges dagegen ungeschickter flogen, auf eine Beteiligung des inneren Ohres als des von SPALLANZANI so bezeichneten „sechsten Sinnes“ der Fledermäuse geschlossen. Man kann wohl annehmen, daß feinere Luftwiderstandsempfindungen dabei das Hautgefühl unterstützen, ob diese aber nicht schon vom äußeren Gehörgange ausgehen und nicht erst vom inneren Ohre, dürfte zunächst noch gegen die Anschauung der französischen Forscher einzuwenden sein.

Auch HAHN (167) stellte bei seinen Studien über die Lebensgewohnheiten der Fledermäuse gleichartige Versuche über Vermeidung aufgespannter Drähte an und gelangte zu dem zahlenmäßigen Ergebnis, daß normale Fledermäuse in etwa 23—26 Proz. der Fälle anstoßen, nach Ausschluß des Gesichtssinnes ungefähr ebenso oft, nach Verstopfen des Gehörganges dagegen in 65 Proz., aber in 32 Proz. auch nach möglichstem Ausschluß der Tastfunktion der Körperhaare, die sich hiernach also jedenfalls an der Perzeption der beim Fluge zwischen Tier und Gegenstand entstehenden Luftverdichtungen beteiligen.

Man hat übrigens den Fledermäusen ähnliche Fähigkeiten wie den Brieftauben zugeschrieben, doch hatten die in Tunis von NICOLLE et COMTE (304) angestellten Versuche das Ergebnis, daß sich von 47 Tieren (*Vespertilio Kuhli*), die am Bahnhof in Tunis eingefangen und in 2 km Entfernung vom Institut Pasteur wieder freigelassen wurden, doch nur 6 schließlich wieder zum Fangorte zurückfanden.

Im übrigen handelt es sich dabei um nicht hierher gehörige Probleme, die ebenso für die Zugvögel wie auch für manche Säuger gelten, von denen sich z. B. Katzen bekanntlich in erstaunlicher Weise wieder zum vorigen Besitzer zurückfinden.

Literatur.

Gehörssinn und statischer Sinn.

1. **v. Adelung, N.,** *Beiträge zur Kenntnis des tibialen Gehörapparates der Locustiden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 54 (1892), p. 316—349.*
2. **Adlerz, G.,** *Myrmecologiska studier. Bih. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. 11 (1887), p. 321.*
3. **Aelianus,** *Libri de natura animalium 17 bzw. anim. 6, c. 30, Lips. 1784.*
4. **Aggazzotti, A.,** *Les mouvements réflexes que produisent les sons dans l'oreille externe des cobayes. Arch. ital. de Biol., T. 41 (1904), p. 60.*
5. — *Les mouvements réflexes de l'oreille externe des cobayes dans l'air raréfié, et la sensibilité auditive de l'homme dans la dépression barométrique. Ebenda, p. 69.*

— *Movimenti riflessi dell' orecchio esterno delle cavie nell' aria rarefatta e la sensibilità auditiva dell' uomo nella depressione barometrica. Atti Accad. dei Lincei, Vol. 12 (1902), p. 316.*
6. **Alexander, G.**, *Ueber das Gehörorgan einer unvollkommen albinotischen weißen Katze. Ctbl. f. Physiol., Bd. 13 (1899), p. 477, Arch. f. Ohrenh., Bd. 50 (1900).*
7. — *und* **Kreidl, A.**, *Zur Physiologie des Labyrinthes der Tanzmaus. Pflügers Arch., Bd. 82 (1900), p. 541.*
8. — — *Anatomisch-physiologische Studien über das Ohrlabyrinth der Tanzmaus. II. Mitteil. Ebenda, Bd. 88 (1902), p. 509.*
9. — — *Anatomisch-physiologische Studien über das Ohrlabyrinth der Tanzmaus. III. Mitteil. Zur Physiologie der neugeborenen Tanzmaus. Ebenda, p. 564.*
10. — *Anatomisch-physiologische Untersuchungen an Tieren mit angeborenen Labyrinthanomalien. Wien. klin. Wochenschr., 1902, No. 52, p. 1375.*
11. — — *Die Labyrinthanomalien japanischer Tanzmäuse. Ctbl. f. Physiol., Bd. 16 (1902), p. 45.*
12. — *Weitere Studien über das Gehörorgan von Tieren mit angeborenen Labyrinthanomalien. Verhandl. Deutsch. Otol. Ges. Berlin, 1904; Ztschr. f. Ohrenheilk., Bd. 48 (1904).*
13. — *und* **Tandler, J.**, *Untersuchungen an kongenital tauben Hunden, Katzen und an Jungen kongenital tauber Katzen. Arch. f. Ohrenheilk., Bd. 66 (1905), p. 161.*
14. — *Zur Frage der phylogenetischen vikarierenden Ausbildung der Sinnesorgane. Ueber das statische und das Gehörorgan von Tieren mit kongenital defektem Sehapparat: Maulwurf (Talpa europaea) und Blindmaus (Spalax typhlus). Ztschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg., Bd. 38 (1905), p. 24.*
15. **Apathy, St.**, *Studien zur Histologie der Najaden. Nat. Abh. Ungar. Akad., Bd. 14 (1885). Ungarisch.*
16. **Ayers, M.**, *Bdellostoma Dombeyi. A study from the Hopkins Marine Labor. Biol. Lect. Mar. Biol. Lab. Woods Hole. 1893, Boston 1894, p. 125.*
17. **Baginsky**, *Virchows Arch., Bd. 94 (1883), p. 65.*
18. — *Zur Frage über die Zahl der Bogengänge bei japanischen Tanzmäusen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 16 (1902) p. 2.*
19. **Baglioni, S.**, *Zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 8 (1908), p. 1.*
20. — *Zur Physiologie des Geruchssinnes und des Tastsinnes der Seetiere. Versuche an Octopus und einigen Fischen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 22 (1909).*
21. — *Zur Kenntnis der Leistungen einiger Sinnesorgane (Gesichtssinn, Tastsinn und Geruchssinn) und des Zentralnervensystems der Cephalopoden und Fische. Ztschr. f. Biol., Bd. 53 (1910), p. 255.*
22. — *Zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 11 (1910), p. 145.*
23. — *Die Grundlagen der vergleichenden Physiologie des Nervensystems und der Sinnesorgane. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol., Bd. 4 (1910).*
24. — *Physiologie des Nervensystems. Ebenda.*
25. **Barany, R.**, *und* **Wittmaack, K.**, *Funktionelle Prüfung des Vestibularapparates. Verhandl. d. Dtsch. Otol. Ges., 1911.*
26. **Bateson, W.**, *The sense organs and perceptions of fishes. Journ. Mar. Biol. Assoc. Unit. Kingdom, Vol. 1 (1890), p. 225—256.*
27. **Bauer, V.**, *Ueber die reflektorische Regulierung der Schwimmbewegungen bei den Mysiden mit besonderer Berücksichtiguny der doppelseitigen Reizbarkeit der Augen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 8 (1908), p. 343.*
28. — *Einführung in die Physiologie der Cephalopoden. Mitteil. a. d. Zool. Station Neapel, Bd. 19 (1909), p. 213.*
29. — *Ueber die anscheinend nervöse Regulierung der Flimmerbewegung bei den Rippenquallen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 10 (1909), p. 231.*
30. **Baunacke, W.**, *Abdominale Sinnesorgane bei Nepa cinerea. Zool. Anz., Bd. 35 (1910).*
31. — *Statische Organe bei den Nepiden. Zool. Jahrb., Bd. 34, Abt. f. Anat., 1912.*
32. **Baur, A.**, *Beitrag zur Naturgeschichte der Synapta digitata. Nova Acta Acad. Leop.-Carol., Bd. 31 (1864), p. 1—119.*
33. **Becher**, *Rhabdomolgus ruber (Keferstein) und die Stammform der Holothurien. Ztschr. f. wiss. Zool., 1907.*
34. — *Die Stammesgeschichte der Holothurien. Fortschr. u. Ergeb. d. Zool., 1909.*
35. — *Die „Hörbläschen" der Leptosynapta bergensis. Ein Beitrag zur Kenntnis der statischen Organe. Biol. Ctbl., Bd. 29 (1909), p. 413.*
36. **Beer, Th.**, *Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse über das Hören der Tiere. Wien. klin. Wochenschr., Bd. 9 (1896), p. 866.*

37. **Beer, Th.**, *Vergleichend-physiologische Studien zur Statocystenfunktion. I. Ueber den angeblichen Gehörssinn und das angebliche Gehörorgan der Crustaceen. Pflügers Arch., Bd. 73 (1898), p. 1.*
38. — *Ueber den angeblichen Gehörssinn der Crustaceen. Ueber neue Versuche zur Lehre vom statischen Sinn. Ctbl. f. Physiol., Bd. 12 (1898), p. 415.*
39. — *Vergleichend-physiologische Studien zur Statocystenfunktion. II. Versuche an Crustaceen (Penaeus membranaceus). Pflügers Arch., Bd. 74 (1899), p. 364.*
40. **Berger**, *Memoirs from the biolog. Laborat. John Hopkins University, Vol. 4 (1900), p. 1.*
41. **Bernouilli, A. L.**, *Zur Frage des Hörvermögens der Fische. Pflügers Arch., Bd. 134 (1910), p. 633.*
42. **Bernstein**, *Ueber die spezifische Energie des Hörnerven. Ebenda, Bd. 57 (1894), p. 475.*
43. — *Nach Versuchen von Dr. Matte. Ueber das angebliche Hören labyrinthloser Tauben. Ebenda, Bd. 61 (1895), p. 113.*
44. **Bethe, A.**, *Ueber die Erhaltung des Gleichgewichts. Biol. Ctbl., Bd. 14 (1894), p. 95 u. 563.*
45. — *Die Otocyste von Mysis. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 8 (1895), p. 544.*
46. — *Das Nervensystem von Carcinus maenas. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 50 (1897), p. 460.*
47. — *Die Lokomotion des Haifisches (Scyllium) und ihre Beziehungen zu den einzelnen Gehirnteilen und zum Labyrinth. Pflügers Arch., Bd. 76 (1899), p. 470.*
48. — *Wirbellose Tiere. In Tigerstedts Handb. d. physiol. Methodik, Bd. 1, Tl. 2 (1908).*
49. — *Notizen über die Erhaltung des Körpergleichgewichts schwimmender Tiere. Festschrift f. R. Hertwig, Jena, Bd. 3 (1910), p. 83.*
50. **Beyer**, *Befunde an den Gehörorganen albinotischer Tiere. Arch. f. Ohrenheilk., Bd. 64 (1905), p. 273.*
51. — *Bemerkungen zum Bau und zur Funktion des Mittelohres der Wirbeltiere. Dtsche med. Wochenschr., Bd. 33 (1907), p. 2069.*
52. — *Studien über den sogenannten Schalleitungsapparat bei den Wirbeltieren und Betrachtungen über die Funktion des Schneckenfensters. Arch. f. Ohrenheilk., Bd. 71 (1907), p. 258; Bd. 72, p. 278; Bd. 75, p. 243; Bd. 77, p. 77; Bd. 78, p. 14.*
53. **Bezold, F.**, *Weitere Untersuchungen über „Knochenleitung“ und Schalleitungsapparat im Ohr. Ztschr. f. Ohrenheilk., Bd. 48 (1904), p. 158, Anm. 3.*
54. **Bigelow, H. B.**, *The sense of hearing in the goldfish (Carassius auratus L.). Amer. Naturalist, Vol. 38 (1904), p. 275.*
55. **Biot**, *Mém. d. l'Acad. de la Soc. d'Arceuil, 1807.*
56. **Bockendahl, A.**, *Ueber die Bewegungen des M. tensor tympani. Diss. Kiel, 1880, p. 16.*
57. — *Ueber die Bewegungen des Tensor tympani nach Beobachtungen am Hund. Arch. f. Ohrenheilk., Bd. 16, p. 240.*
58. **Boenninghaus, G.**, *Das Ohr des Zahnwales und die Schalleitung. Ztschr. f. Ohrenheilk., Bd. 45 (1903), p. 31.*
59. — *Das Ohr des Zahnwales, zugleich ein Beitrag zur Theorie der Schalleitung. Zool. Jahrb., Jena, Abt. f. Anat., Bd. 19 (1903/04), p. 189—360.*
60. **Bohr, Chr.**, *The influence of section of the vagus nerve on the disengagement of gases in the air bladder of fishes. Journ. of Physiol., Vol. 15 (1894), p. 494.*
61. — *Nagels Handb. d. Physiol. d. Menschen, Bd. 1, Tl. 1 (1905), p. 163.*
62. **Boll, F.**, *Beitrag zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. Arch. f. mikrosk. Anat., 5. Suppl.-Bd. (1869), p. 73.*
63. **Bonnier, P.**, *L'audition chez les invertébrés. Rev. scientif., 1890, T. 2, No. 26, p. 808.*
64. — *Sur les fonctions otolithiques. Compt. rend. Soc. Biol., 1893, p. 187.*
65. — *Sur les fonctions otocystiques. Ebenda, p. 385.*
66. — *Sur les fonctions statiques et hydro-statiques de la vessie natatoire et leurs rapports avec les fonctions labyrinthiques. Ebenda, 1895, p. 745.*
67. — *Sur le sens latéral. Ebenda, Sér. 10, T. 3 (1896), p. 917.*
68. **Braun**, *Vermes. (Cestodes. Trematodes.) Bronns Kl. u. Ordn., 1894—1900, p. 1300.*
69. **Braxton Hicks, J.**, *Transact. of the Linnean Soc. of London, 22.*
70. **Bridge, T. W.**, *and* **Haddon, A. C.**, *Contributions to the anatomy of fishes. I. The air bladder and Weberian ossicles in the Siluroidae. Proc. Roy. Soc. London, Vol. 46 (1889), p. 309.*
71. — — *Note on the production of sounds by the air-bladden of certain siluroid fishes. Proc. Roy. Soc., Vol. 55 (1894), p. 439. Philos. Transact. Roy. Soc., Vol. 184, B (1893).*
72. **Brüning, Chr.**, *Versuche über das Hören der Fische. Natur u. Haus, Berlin, Bd. 14 (1906), p. 312.*

73. **Brunotte, C.,** *Recherches anatom. sur une espèce du genre Branchiomma. Trav. Stat. Zool. Cette, 1889.*
74. v. **Buddenbrock, W.,** *Untersuchungen über die Schwimmbewegungen und die Statocysten der Gattung Pecten. Sitz.-ber. d. Heidelb. Akad. d. Wiss., Math.-nat. Kl., 1911, p. 28.*
75. **Büchner, L.,** *Aus dem Geistesleben der Tiere, Leipzig, 4. Aufl., p. 374, 401.*
76. **Bürger, O.,** *Nemertini. Bronns Kl. u. Ordn., 1897—1907, p. 173 u. 307.*
77. **Buffon,** *Hist. natur. génér. et particul., Paris 1769, T. 5.*
78. **Bunting, Martha,** *Ueber die Bedeutung der Otolithenorgane für die geotropischen Funktionen von Astacus fluviatilis. Pflügers Arch., Bd. 54 (1893) p. 531.*
79. **Charbonel-Salle,** *Recherches expérimentales sur les fonctions hydrostatiques de la vessie natatoire. Ann. d. Sc. natur. Zool., Sér. 7. T. 2 (1887), No. 5 u. 6, p. 305.*
80. **Child, Ch. M.,** *Ein bisher wenig beachtetes antennales Sinnesorgan der Insekten, mit besonderer Berücksichtigung der Culiciden und Chironomiden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 58 (1894), p. 475.*
81. **Chun, C.,** *Ctenophoren des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora Neapel, Bd. 1 (1880).*
82. **Claparède,** *Les annélides du golfe de Naples. Supplement, 1870 p. 152.*
83. **Clark, G. P.,** *Ueber Gleichgewichtsphänomene in gewissen Crustaceen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 8 (1894), p. 626.*
84. — *On the relation of the otocysts to equilibrium phenomena in Gelasimus pugilator and Platyonychus ocellatus. Journ. of Physiol., Vol. 19 (1896), p. 327.*
85. — *Synapta vivipara. A contribution to the morphology of Echinoderms. Mem. Bost. Soc. Nat. Hist., Vol. 5 (1898), p. 53—88.*
86. — *The synaptas of the New England Coast. Bull. U. St. Fish. Commission, Vol. 19 (1899), p. 21.*
87. **Claus, C.,** *Das Gehörorgan der Heteropoden. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 22 (1876), p. 103.*
88. — *Ueber den akustischen Apparat im Gehörorgan der Heteropoden. Ebenda, Bd. 15 (1878), p. 341.*
89. **Cole, F. J.,** *Tone perception in Gammarus pulex. Proc. Roy. Soc. London, Vol. 82 B (1910), p. 391.*
90. **Comparetti,** *Observatio anat. de aure interna comparata, Patavii 1789.*
91. **Corblin, H.,** *Recherches sur la locomotion des poissons et sur la fonction hydrostatique de la vessie natatoire. Compt. rend. Soc. Biol., 1887, p. 652.*
92. **Corradi, C.,** *Ueber die funktionelle Wichtigkeit der Schnecke. Arch. f. Ohrenheilk., Bd. 32 (1891), p. 1.*
93. **Courtis, S. A.,** *Response of toads to sound stimuli. Amer. Natural., Vol. 41, Boston 1907, p. 677—682.*
94. **Cuénot,** *Recherches sur les Échinodermes. Arch. Zool. expér., 1891.*
95. — *Études morphologiques sur les Échinodermes. Arch. de Biol., T. 11 (1891), p. 313—680.*
96. **v. Cyon, E.,** *Gesammelte physiologische Arbeiten, Berlin, Hirschwald, 1888.*
97. — *Le sens de l'espace chez les souris dansantes japonaises. Vol. jubil. Soc. de Biol., Paris 1890, p. 544.*
98. — *L'orientation chez le pigeon voyageur. Revue scientifique, 1899, No. 12.*
99. — *Ohrlabyrinth, Raumsinn und Orientierung. Pflügers Arch., Bd. 79 (1900), p. 212.*
100. **Cyon,** *Neue Beobachtungen an den japanischen Tanzmäusen. Ebenda, Bd. 89 (1902), p. 427.*
101. **Darwin, Ch.,** *Der Ausdruck der Gemütsbewegungen bei Menschen und Tieren.*
102. **Deegener, P.,** *Ueber ein neues Sinnesorgan am Abdomen der Noctuiden. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 27 (1909).*
103. **Deineka, D.,** *Zur Frage über den Bau der Schwimmblase. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 78 (1904), p. 149.*
104. **Delage, Y.,** *Sur une fonction nouvelle des otocystes chez les invertébrés. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. Paris, T. 103 (1886), p. 798.*
105. — *Sur une fonction nouvelle des otocystes comme organes d'orientation locomotrice. Arch. de Zool. expér. et génér., Sér. 2 T. 5 (1887), p. 1—26.*
106. — *Sur la fonction des sphéridies des oursins. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. Paris, T. 134 (1902), p. 1030.*
107. **Denker, A.,** *Die Membrana basilaris im Papageienohr und die Helmholtzsche Resonanztheorie. Festschr. f. Rosenthal-Erl., Leipzig 1906, Biol. Ctbl., Bd. 26, p. 600—608.*
108. — *Das Gehörorgan und die Sprechwerkzeuge der Papageien, Wiesbaden, Bergmann, 1907.*
109. **De Vescovi, P.,** *Ricerche anatomo-fisiol. intorno all' apparato uditivo dei Teleostei. Atti Accad. Torino, Vol. 26 (1891), p. 389—412.*

110. **Dogs, W.**, *Metamorphose der Respirationsorgane bei Nepa cinerea. Mitt. d. Naturwiss. Ver. Greifswald, Jahrg. 40, 1908.*
111. **Drenkelfort, H.**, *Biologie und Anatomie von Siphlurus lacustris Eaton. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., 1910.*
112. **Dreyfuss**, *Experimenteller Beitrag zur Lehre von der nicht akustischen Funktion Funktion des Ohrlabyrinths. Pflügers Arch., 1904.*
113. **Edinger, L.**, *Ueber das Hören der Fische und anderer niederer Vertebraten. Ctbl. f. Physiol., Bd. 22 (1908), p. 1.*
114. **Ehlers, E.**, *Die Gehörorgane der Arenicolen. Ztschr. f. wiss. Zool., Suppl.-Bd. 53 (1892), p. 217.*
115. **Ehrlich, H.**, *Zur Frage der Balztaubheit bei Tetrao urogallus. Anat. Anz., Bd. 31 (1907), Heft 7/8, p. 195.*
116. **v. Eicken**, *Experimentelle akustische Schädigungen des Labyrinths bei normaler und defekter Gehörknöchelchenkette. Verhandl. d. Dtsch. Otol. Ges., 1909, p. 144 bis 150.*
117. **Eisig, N.**, *Die Seitenorgane und becherförmigen Organe der Capitelliden. Mitteil. d. Zool. Station Neapel, Bd. 1, p. 278.*
118. — *Monographie der Capitelliden. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel, Berlin 1887.*
119. **Engelmann, Th. W.**, *Ueber die Funktion der Otolithen. Zool. Anz., Bd. 10 (1887), p. 439.*
120. — *Ueber die Funktiom der Otolithen. Onderz. Phys. Lab. Utrecht, Deel 11 (1889), p. 50.*
121. **Escherich, K.**, *Die Ameise, Braunschweig 1906.*
122. **Ewald, J. R.**, *Der Acusticusstamm ist durch Schall erregbar. Berl. klin. Wochenschrift, 1890, p. 731.*
123. — *Physiologische Untersuchungen über die Endorgane des N. octavus, Wiesbaden 1892.*
124. — *Zur Physiologie des Labyrinthes. III. Mitteil. Das Hören der labyrinthlosen Tauben. Pflügers Arch., Bd. 59 (1894), p. 258.*
125. — *Ueber die neuen Versuche, die Angriffsstellen der von Tönen ausgehenden Schallwellen im Ohre zu lokalisieren. Ebenda, Bd. 131 (1910), p. 188—198.*
126. **Ewald, W. F.**, *Die Fortnahme des häutigen Labyrinths und ihre Folgen beim Flußaal (Anguilla vulgaris). Ebenda, Bd. 116 (1907), p. 186—192.*
127. **Exner, S.**, *Das Rätsel der Brieftauben. Vortr. Ver. Verbreitg. nat. Kenntn., Wien, Bd. 32, 1892.*
128. — *Negative Versuchserg. über das Orientierungsvermögen der Brieftauben. Sitz.-ber. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 102, 3. Abt. (1893), p. 318.*
129. — *Ueber das Orientierungsvermögen der Brieftauben. Anz. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., Bd. 42 (1905), p. 408.*
130. **Fabre, J. H.**, *Souvenirs entomologiques. Uebers.: Ein Blick ins Käferleben. Kosmos, Stuttgart, Franckh.*
131. **St. Fargeau**, *Histoire naturelle des Hyménopteres, T. 1, p. 113.*
132. **Farre**, *On the organ of hearing in de Crustacea. Philos. Transact. Roy. Soc., London 1843, p. 233.*
133. **Fauvel, P.**, *Les otocystes des Annélides polychètes. Compt. rend. Acad. d. Sc. Paris, T. 135, 2 (1902), p. 1362.*
134. — *Les prétendus otocystes des Alciopiens (Annélides polychètes). Compt. rend. Assoc. franç. pour l'Avanc. des Sc. 32. Session Angers 1903, Part. 1, Paris 1903, p. 224 et Part. 2, 1904, p. 784.*
135. — *Les otocystes du Branchiomma vesiculosum Mont. Compt. rend. séances VI. Congr. internat. Zool. Berne 1904, Basel 1905, p. 360—364.*
136. **Fielde, A. M.**, *und* **Parker, G. H.**, *The reactions of ants to material vibrations. Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia, Vol. 56 (1904/05), p. 642.*
137. **Fischer, E.**, *Zum Gehörsvermögen bei Raupen. Insektenbörse, Entomol. Wochenblatt, Leipzig, Bd. 19 (1902), p. 329.*
138. **Forel, A.**, *Sensations des Insectes. Recueil Zool. Suisse, 1888, IV. Ouie, p. 222. — Das Sinnesleben der Insekten. Uebers. von M. Semon. München 1910.*
139. — *Expériences et remarques critiques sur les sensations des Insectes. II, p. 208. Recueil Zool. Suisse, 31 mars 1887.*
140. — *Les fourmis de la Suisse.*
141. **Frey, Hugo**, *Die physiologische Bedeutung der Hammeramboßverbindung. Pflügers Arch., Bd. 139 (1911), p. 548.*
142. — *Vergleichende Studien über die Hammeramboßverbindung der Säuger, Anat. Hefte, 1911.*

143. **Fröhlich, A.**, *Studien über die Statocysten. 1. Mitteil. Versuche an Cephalopoden und Einschlägiges aus der menschlichen Pathologie. Pflügers Arch., Bd. 102 (1904), p. 415.*
144. — *Studien über die Statocysten wirbelloser Tiere. 2. Mitteil. Versuche an Krebsen. Ebenda, Bd. 103 (1904), p. 149.*
145. — *Ueber den Einfluß der Zerstörung des Labyrinthes beim Seepferdchen, nebst einigen Bemerkungen über das Schwimmen der Tiere. Ebenda, Bd. 106 (1904), p. 84.*
146. **Fülleborn, F.**, *Ueber die Funktion der Schwimmblase. Sitz.-ber. Berl. Akad. d. Wiss., 1894, p. 1057.*
147. **Gaglio, G.**, *Esperienze sull' anestesia del labirinto dell' orecchio nei pesci cani (Scyllium catulus). Atti Accad. Linc. Rendic., Vol. 11 (1902), 2. Sem., p. 277—285, 373—374; Arch. Ital. d. Biol., Vol. 38 (1903), p. 383.*
148. **Garnault**, *Des effets produits chez le lapin et chez le pigeon par l'extraction de l'étrier ou de la columelle et la lésion expérimentale du vestibule membraneux. Compt. rend. Acad. d. Sc., T. 121 (1895), p. 780.*
149. **Gaupp**, *Eckers und Wiedersheims Anatomie des Frosches, 2. Aufl., Braunschweig 1904.*
150. **Gegenbaur**, *Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden, Leipzig 1855.*
151. — *Vergleichende Anatomie.*
152. **Giaja, J.**, *Sur l'ablation de la vessie natatoire des poissons. Compt. rend. Soc. Biol., Ann. 60, T. 65 (1908), II, p. 125.*
153. **Goebel**, *Existiert in der Hammer-Amboßsynchondrose ein Sperrmechanismus im Sinne von Helmholtz? Beitr. z. Anat. u. Physiol. d. Ohres, Bd. 4 (1911), p. 385.*
154. **Goltz, Fr.**, *Ueber die physiologische Bedeutung der Bogengänge des Ohrlabyrinths. Pflügers Arch., Bd. 3 (1870), p. 172.*
155. **Graber, V.**, *Die tympanalen Sinnesorgane der Orthopteren. Denkschr. d. K. K. Akad. d. Wiss. Wien, 1875.*
156. — *Die Insekten, I, München 1877.*
157. — *Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten. I. Morphologie. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 20 (1882), p. 506; II. Physiologie, ebenda, Bd. 21, p. 65—145.*
158. **v. Graff**, *Turbellarien. Bronns Klassen und Ordnungen, 1904—1908, p. 2204.*
159. **Griffini, A.**, *Observations sur le vol de quelques Dytiscides et sur les phénomènes qui le précèdent. Arch. Ital. Biol., T. 25 (1896), p. 326.*
160. **Gross, J.** *(Gießen), Ueber das Palmensche Organ der Ephemeriden. Zool. Jahrb., Jena, Abt. f. Anat., Bd. 19 (1903), p. 91.*
161. **Grube, A. E.**, *Zur Anatomie und Physiologie der Kiemenwürmer, Königsberg 1838.*
162. **Grunert, C.**, *Die Extraktion der Columella bei Tauben. Fortschr. d. Med., Bd. 12 (1894), p. 733.*
163. **Günther, K.**, *Ueber Nervenendigungen auf dem Schmetterlingsflügel. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 14 (1901), p. 551.*
164. **Guyénot, E.**, *Contribution à l'étude anatomique et physiologique de la vessie natatoire des Cyprinides. Compt. rend. Soc. Biol., 1905, I, p. 794.*
165. **Haeckel**, *Monographie der Medusen, 1881.*
166. **Haempel, O.**, *Einiges zur Anatomie und Physiologie der Schwimmblase beim Aal und den Renken. Zool. Anz., Bd. 34 (1909), p. 381—384.*
167. **Hahn, W. L.**, *Some habits and sensory adaptations of cave-inhabiting Bats. Biol. Bull. Woods Hole, Vol. 15 (1908), p. 135, 165.*
168. **v. Haller, A.** *Elementa Physiologiae. V. Auditus, 1769, p. 186.*
169. **Hamlyn-Harris, R.**, *Die Statocysten der Cephalopoden. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 18 (1903), p. 327.*
170. **Hammerschlag, V.**, *Ueber den Tensorreflex. Arch. f. Ohrenheilk., Bd. 46 (1899), p. 1; Bd. 47 (1899), p. 251.*
171. **Hasse, C.**, *De cochlea avium. Diss. Kiel, 1866.*
172. — *Die Schnecke der Vögel. Ztschr. wiss. Zool., Bd. 17 (1866), p. 56; Nachträge, ebenda, p. 461.*
173. — *Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische. Anat. Studien, 1873.*
174. **Hennicke, C. R.**, *Ein Beitrag zur Anpassungstheorie. Zool. Garten, Bd. 34 (1893), p. 97.*
175. — *Ueber die Anpassung der Gehörorgane der Wassersäugetiere an das Leben im Wasser. Monatsschr. f. Ohrenheilk., 1902, No. 5.*
176. **Henri, V.**, *Effets de la destruction du labyrinthe chez les serpents. Compt. rend. Soc. Biol. Paris, T. 51 (1899), p. 94.*
177. **Hensen, V.**, *Studien über das Gehörorgan der Dekapoden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 13 (1863), p. 319—412.*
178. — *Ueber das Gehörorgan von Locusta. Ebenda, Bd. 16 (1866), p. 190.*

179. ***Hensen***, V., *Beobachtungen über die Tätigkeit des Trommelfellspanners bei Hund und Katze. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1878, p. 312.*
180. — *Physiologie des Gehörs. Hermanns Handb. d. Physiol., Bd. 3 (1880), Tl. 2.*
181. — *Vortrag gegen den sechsten Sinn. Vortrag, Kiel 1893. Arch. f. Ohrenheilk., Bd. 35 (1895), p. 161.*
182. — *Wie steht es mit der Statocystenhypothese? Pflügers Arch., Bd. 74 (1899), p. 22.*
183. ***Herbig***, D., *Anatomie und Histologie des tibialen Gehörapparates von Gryllus domesticus. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 61 (1903), p. 697.*
184. ***Hertwig***, O. u. R., *Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen, Leipzig 1878.*
185. — R., *Ueber den Bau der Ctenophoren. Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 14 (1880), p. 313.*
186. — *Lehrbuch der Zoologie, 8. Aufl., Jena 1907.*
187. ***Hesse***, R., *Der Tierkörper als selbständiger Organismus, Leipzig-Berlin 1910.*
188. ***Hofer***, B., *Studien über die Hautsinnesorgane der Fische. I. Die Funktion der Seitenorgane bei den Fischen. Ber. d. bayr. Biol. Versuchsstat. München, Bd. 1 (1907), p. 115.*
189. ***Horsley***, V., *On a trigeminal aural reflex in the rabbit. Brain, London, Vol. 28 (1905), p. 65.*
190. ***Hüfner***, G., *Zur physiologischen Chemie der Schwimmblase. Arch. f. Physiol., 1892, p. 54.*
191. ***Hunter***, J., *Bemerkungen über die tierische Oekonomie, Braunschweig 1802, p. 94.*
192. — *Account of the organ of hearing in fish. Philos. Transact. Roy. Soc. London, Vol. 72 (1782), p. 379.*
193. ***Hurst***, C. H., *The pupal stage of Culex. Inaug.-Diss. Leipzig 1890; On the life history and development of a gnat. Transact. of the Manchester Microsc. Soc., 1890.*
194. ***Huxley***, *Zoologic. Notes. Ann. a. Mag. of Nat. Hist., Vol. 7 (1851), p. 304, 384.*
195. — *The crayfish, London 1880.*
196. ***Jacobs***, *Ueber die Schwimmblase der Fische. Diss. 1895.*
197. ***Jaeger***, A., *Die Physiologie und die Morphologie der Schwimmblase der Fische. Pflügers Arch., Bd. 94 (1903), p. 65.*
198. — *Die Physiologie der Schwimmblase der Fische. Biol. Ctbl., Bd. 24 (1904), p. 129.*
199. ***Jennings***, H. S., *Das Verhalten der niederen Organismen, übers. von E. Mangold, Leipzig 1910.*
200. ***Ilyin***, P., *Das Gehörbläschen als Gleichgewichtsorgan bei den Pterotracheidae. Ctbl. f. Physiol., Bd. 13 (1900), p. 691.*
201. — *Die Rolle des hydrostatischen Bläschens bei den Siphonophoren. Ebenda, Bd. 14 (1900), p. 361.*
202. — *Das Gehörbläschen als statisches Organ bei den Pterotracheidae. Physiol. russe., T. 2 (1900), p. 19.*
203. — *Otocysten als Gleichgewichtsorgan der Pterotracheiden. (Russ.) Arb. a. d. Bazanovaschen Univ.-Klin. f. Ohren-, Hals- u. Nasenkrankh. Moskau, Bd. 1 (1903), p. 43—65.*
204. ***Johnston***, Chr., *Auditory apparatus of the Culex Mosquito. Journ. of microsc. Sc., Old Series Vol. 3 (1855).*
205. ***Kalischer***, O., *Weitere Mitteilungen über die Ergebnisse der Dressur als physiologische Untersuchungsmethode auf den Gebieten des Gehör-, Geruchs- und Farbensinnes. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1909, p. 303.*
206. — *Zur Funktion des Schläfenlappens des Großhirns. Eine neue Hörprüfungsmethode bei Hunden; zugleich ein Beitrag zur Dressur als physiologische Untersuchungsmethode. Sitz.-ber. Akad. Berlin, Mathem.-Nat. Kl., 1907.*
207. ***Kato***, T. (***Kreidl***), *Ueber Reflexzuckungen des M. tensor tympani und M. stapedius. Ctbl. f. Physiol., Bd. 24 (1910), p. 1209.*
208. ***Keferstein***, W., *Ueber Rhabdomolgus ruber gen. et sp. n., eine neue Holothurie. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 12 (1862), p. 34.*
209. ***Kiesselbach***, *Zur Funktion der halbzirkelförmigen Kanäle. Arch. f. Ohrenheilk., Bd. 18 (1882).*
210. ***Kishi***, K., *Das Gehörorgan der sogenannten Tanzmaus. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 71 (1902), p. 457.*
211. ***Klein***, *Mechanische Wirkungen schwingender Körper. Münch. med. Wochenschr., 1899, No. 34.*
212. ***Kölliker***, *Ueber das Gehörorgan der Mollusken. Frorieps Neue Notizen, 1843.*
213. — *Ueber die Randkörper der Quallen, Polypen und Strahltiere. Ebenda, Bd. 25 (1843), p. 81.*
214. ***Körner***, O., *Können die Fische hören? Beitr. z. Ohrenheilk., Festschr. f. A. Lucae, Berlin 1905, p. 93—127.*

215. **Körner, O.**, *Können die Fische hören? Ber. Senckenburg. Naturforsch. Ges. Frankfurt a. M., 1907/08, p. 110.*
216. — *Reaktionen auf Schallreize bei Tieren ohne Gehörorgane. Ctbl. f. Physiol., Bd. 23 (1909), p. 554.*
217. **Kolmer, W.**, *Tanzenten. Ebenda, Bd. 25 (1911), p. 481.*
218. **Korotneff**, *Ctenoplana Kowalewskii. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 43 (1886), p. 242.*
219. **Kowalevsky, A.**, *Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 7.*
220. **Kreidl, A.**, *Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinthes. I. Mitteil. Versuche an Fischen. Sitz.-ber. k. k. Akad. Wiss., Math. nat. Kl., 3. Abt., Bd. 101 (1892), p. 469.*
221. — *Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinthes. II. Mitteil. Versuche an Krebsen. Ebenda, Bd. 102 (1893), p. 149—174.*
222. — *Ueber die Perception der Schallwellen bei den Fischen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 10 (1896), p. 56; Pflügers Arch., Bd. 61 (1895), p. 450.*
223. — *Ein weiterer Versuch über das angebliche Hören eines Glockenzeichens durch die Fische. Ctbl. f. Physiol., Bd. 10 (1896), p. 209; Pflügers Arch., Bd. 63 (1896), p. 581.*
224. — *und* **Yanase, J.**, *Zur Physiologie der Cortischen Membran. Ctbl. f. Physiol., Bd. 21 (1907), p. 507.*
225. **Kubo, Ino**, *Ueber die vom N. acusticus ausgelösten Augenbewegungen. II. Mitteil. Versuche an Fischen. Pflügers Arch., Bd. 115 (1906), p. 457.*
226. **Kupffer, C.**, *Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 8. — Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbeltieren. Ebenda, Bd. 6.*
227. **Kuttner, A.**, *Die Hörfähigkeit labyrinthloser Tauben. Pflügers Arch., Bd. 64 (1896), p. 249.*
228. **de Lacaze-Duthiers**, *Otocystes ou capsules auditives des mollusques (gastéropodes). Arch. de Zool. expér., T. 1 (1872), p. 97—168.*
229. **Lafite-Dupont**, *Recherches sur l'audition des poissons. Compt. rend. Soc. Biol., T. 63 (1907), II, p. 710.*
230. **Landois, H.**, *Die Ton- und Stimmapparate der Insekten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 17 (1866).*
231. — *Ueber ein dem sogenannten Tonapparat der Zikaden analoges Organ bei den hiesigen Gryllen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 22.*
232. **Lang, A.**, *Ob die Wassertiere hören? Mitteil. Naturwiss. Ges. Winterthur, Bd. 3 (1900/01).*
233. **Lang, G.**, *Das Gehörorgan der Cyprinoiden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 13 (1863) p. 303.*
234. **Langerhans, P.**, *Die Wurmfauna von Madeira. Ebenda, Bd. 34, p. 112.*
235. **Laqueur, E.**, *Ueber die relative Wirkungslosigkeit sensorischer Reize in der Strychninvergiftung. Schriften d. Physik-ök. Ges. Königsberg, Bd. 1 (1909).*
236. **Laudenbach**, *Zur Otolithen-Frage. Pflügers Arch., Bd. 77 (1899), p. 311.*
237. — *Zur Frage nach der physiologischen Bedeutung der Otolithen. Physiologiste russe, T. 4 (1905), p. 64.*
238. **Lécaillon, A.**, *Sur la faculté qu'ont les araignées d'être impressionnées par le son et sur le prétendu gout de ces animaux pour la musique. Compt. rend. Soc. Biol., Année 58 (1906), I, p. 770.*
239. **Lee, F. S.**, *Ueber den Gleichgewichtssinn. Ctbl. f. Physiol., Bd. 6 (1892), p. 508.*
240. — *A study of the sense of equilibrium in fishes. I. Journ. of Physiol., Vol. 15 (1894), p. 311.*
241. — *A study of the sense of equilibrium in fishes. II. Ebenda, Vol. 17 (1894), p. 192.*
242. — *Sitzungsbericht der Amerikanischen Physiologischen Gesellschaft. Ctbl. f. Physiol., 1895, p. 47.*
243. — *The functions of the ear and the lateral line in fishes. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 1 (1898), p. 128.*
244. — *The ear and the lateral line in fishes. Rep. 67. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc., 1898, p. 811.*
245. **Leonhardt, E. E.**, *Die sinnlichen Wahrnehmungen der Fische. Natur und Haus, Bd. 17 (1909), p. 252—255.*
246. **Lespès**, *Mémoire sur l'appareil auditif des Insectes. Ann. d. Sc. natur., 1858.*
247. **Leuckart**, *Ueber die Gehörwerkzeuge der Krebse. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 19 (1853), Bd. 1, p. 255.*
248. — *Zool. Untersuch., 1854, Heft 3.*
249. — *und* **Frey**, *Beiträge zur Naturgeschichte wirbelloser Tiere.*

250. **Leydig, Fr.,** *Ztsch. f. wiss. Zool., 1849 u. 1851.*
251. — *Ueber die Schleimkanäle der Knochenfische. Müllers Arch., 1850, p. 170.*
252. — *Anatomische und histologische Untersuchungen über die Larve von Corethra plumicornis. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 3 (1851)*
253. — *Müllers Arch., 1855.*
254. — *Lehrbuch der vergleichenden Histologie des Menschen und der Tiere, Frankfurt a. M. 1857, p. 262—383.*
255. — *Ueber Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insekten. Müllers Arch., 1860, p. 265.*
256. — *Naturgeschichte der Daphniden, Tübingen 1860.*
257. — *Ueber das Gehörorgan der Gastropoden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 7 (1871), p. 202.*
258. **Linton, E.,** *Notes on Entozoa of marine fishes of New England. Part 15, Report of the Commissioner for 1887, Washington 1891, p. 719.*
259. **Loeb, J.,** *Die Orientierung der Tiere gegen die Schwerkraft der Erde. Sitz.-ber. Phys.-med. Ges. Würzburg, 1888, p. 5—10.*
260. — *Der Heliotropismus der Tiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen, Würzburg 1890.*
261. — *Ueber Geotropismus bei Tieren. Pflügers Arch., Bd. 49 (1891), p. 185.*
262. — *Ueber den Anteil des Hörnerven an den nach Gehirnverletzung auftretenden Zwangsbewegungen, Zwangslagen und assoziierten Stellungsänderungen der Bulbi und Extremitäten. Ebenda, Bd. 50 (1891), p. 66.*
263. — *Ueber die Summation heliotropischer und geotropischer Wirkungen bei den auf der Drehscheibe ausgelösten kompensatorischen Kopfbewegungen. Ebenda, Bd. 116 (1907), p. 368—374.*
264. **Lowne, B. Th.,** *On the anatomy of insects. Journ. Quekett Micr. Club, Vol. 3 (1889), p. 373.*
265. **Lubbock, Sir J.,** *Ameisen, Bienen und Wespen, Leipzig 1883, Internat. wiss. Bibliothek.*
266. — *On the senses, instincts and intelligence of animals. Internat. Sci. Ser., 1889. — Die Sinne und das geistige Leben der Tiere, Leipzig 1889.*
267. — *Journ. of the Linnean Soc., Vol. 12 and 13.*
268. **Ludwig-Hamann,** *Echinodermen. IV. Seeigel. Bronns Klassen u. Ordn., 1904, p. 1041.*
269. **Lyon, E. P.,** *A Contribution to the comparative physiology of compensatory motions. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 3 (1899), p 86.*
270. — *Compensatory motions in fishes. Ebenda, Vol. 4 (1900), p. 77.*
271. **v. Maday,** *Psychologie des Pferdes, Berlin, Parey, 1912.*
272. **Maier, H. N.,** *Neue Beobachtungen über das Hörvermögen der Fische. Münch. Allg. Fischereiztg., 1909, Heft 6; Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkde., Bd. 4 (1909), p. 393.*
273. **Mangold, E.,** *Unsere Sinesorgane und ihre Funktion, Leipzig 1909.*
274. — *Sinnesphysiologische Studien an Echinodermen. Ihre Reaktionen auf Licht und Schatten und die negative Geotaxis bei Asterina. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 9 (1909), p. 112.*
275. — *Ueber statische Sinnesorgane bei niederen Tieren. Mitteil. d. Naturw. Vereins, Greifswald, 1911.*
276. **Marage,** *Pourquoi certains sourds-muets entendent mieux les sons graves que les sons aigus. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. Paris, T. 141 (1905), p. 780.*
277. — *Contribution à l'étude de l'audition des poissons. Ebenda, T. 143 (1906), p. 852.*
278. **Marion** et **Bobretzky,** *Annélides du golfe de Marseille. Annal. d. Sc. nat., Zool., Sér. 6 T. 2 (1875), p. 68.*
279. **Marx, H.,** *Untersuchungen über experimentelle Schädigungen des Gehörorgans. Ztschr. f. Ohrenh., Bd. 59 (1909), p. 1. 123. 192. 333.*
280. **Matte, F.,** *Ein Beitrag zur Funktion der Bogengänge des Labyrinths. Dissert. Halle, 1892.*
281. — *Experimentelle Untersuchungen über die Funktion des Ohrlabyrinthes der Tauben. Vorläufige Mitteil. Fortschr. d. Med., 1894, p. 123.*
282. — *Experimenteller Beitrag zur Physiologie des Ohrlabyrinthes. Pflügers Arch., Bd. 57 (1894), p. 437.*
283. **Mayer, A. M.,** *Researches in acoustics. Paper No. 5. Amer. Journ. of Sc., Ser. 3 Vol. 8 (1874).*
284. **Mayer, P.,** *Ueber die vermeintliche Schwimmblase der Selachier. Mitteil. Zool. Station Neapel, Bd. 11 (1895), p. 475.*
285. **Maxwell, S. S.,** *Experiments on the functions of the internal ear. Univ. Calif. Publ. Physiol., Vol. 4 (1910), p. 1—4.*

286. **Mc Intosh, W. C.**, *Notes from the St. Andrews Marine Lab. No. 9. 1. On Lesueuria vitrea. Ann. and Mag. Nat. Hist., Vol. 2 (1888), p. 464.*
287. **Merzbacher**, *Ueber die Beziehungen der Sinnesorgane zu den Reflexbewegungen des Frosches. Pflügers Arch., Bd. 81 (1900), p. 254.*
288. **Metcalf, M. M.**, *Hearing in ants. Science, New Ser., Vol. 11 (1900), p. 194.*
289. **Metzner, R.**, *Experimentelle Schädigungen des Gehörorgans durch Schalleinwirkungen. Nach Versuchen von Yoshii. Verhandl. d. Ges. Dtsch. Naturf. u. Aerzte, 1908, 4 pp.*
290. **Miller, L. H.**, *Deafness in wild animals. Science, New Ser., Vol. 25 (1907), p. 67.*
291. **Minasi**, *Dissertazione seconda su de' timpanetti dell' udito scoperti nel Granchio Paguro e sulla bizzarra di lui vita, Napoli 1775.*
292. **Monrous**, *Vergleichung des Baues und der Physiologie des Menschen mit dem Baue des Menschen und der übrigen Tiere, übersetzt von Schneider, Leipzig 1787, p. 78.*
293. **Moreau, A.**, *Recherches expérimentales sur les fonctions de la vessie natatoire. Ann. d. Sc. natur., Sér. 6 T. 4 (1876).*
294. **Müller, Joh.**, *Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes, 1826.*
295. — *Handbuch der Physiologie des Menschen, Bd. 2, Coblenz 1840.*
296. — *Ueber die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. Abhandl. Berl. Akad. Wiss., 3. Abhandl. aus den Jahren 1849—1850, 1850.*
297. — *Ebenda, 4. Abhandl. aus den Jahren 1850—1851, 1852.*
298. **Munk**, *Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wiss., Mai 1881.*
299. **Murbach, L.**, *The static function in Gonionemus. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 10 (1903), p. 201.*
300. — *Further experiments on static function. 7th ann. Rep. Michigan Acad. Sc., 1905, p. 86—88.*
301. **Muskens, L. J. J.**, *Ueber eine eigentümliche kompensatorische Augenbewegung der Oktopoden mit Bemerkungen über deren Zwangsbewegungen. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1904, p. 49.*
302. **Nagel, W.**, *Die niederen Sinne der Insekten. Dissert. Tübingen, 1892.*
303. — *Die Lage, Bewegungs- und Widerstandsempfindungen. Nagels Handb. d. Physiol., Braunschweig 1904, Bd. 3, p. 734.*
304. **Nicolle, C.**, *et* **Comte, C.**, *Du sens de l'orientation chez une espèce de chauves-souris (Vespertilio Kuhli). Compt. rend. Soc. Biol., Paris, Année 58, 1906, I, p. 738.*
305. **Nussbaum** *und* **Sidoriak**, *Die anatomischen Verhandlungen zwischen dem Gehörgang und der Schwimmblase bei dem Schleimbeißer. Anat. Anz., Bd. 16 (1899), p. 209.*
306. **Oken**, *Allgemeine Naturgeschichte für alle Stände, Stuttgart 1835.*
307. **Owsiannikow** *und* **Kowalewsky**, *Ueber das Zentralnervensystem und das Gehörorgan der Cephalopoden. Mém. d. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg, Sér. 7.*
308. **Oyen, L.**, *Der chordotonale Sinnesapparat des Bacillus Rossi. Dissert. Leipzig, 1901.*
309. **Panse, R.**, *Das Gleichgewichts- und Gehörorgan der japanischen Tanzmäuse. Münch. med. Wochensch., Bd. 48 (1901), p. 498; Dresdn. Jahresber. Ges. Natk., 1900/01, p. 50—54.*
310. — *Zu Herrn Bernhard Rawitz' Arbeit: Das Gehörorgan der japanischen Tanzmäuse. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1901, p. 139.*
311. **Parker, G. H.**, *The sense of hearing in fishes. Amer. Naturalist., Boston, Vol. 37 (1903), p. 185.*
312. — *Hearing and allied senses in fishes. U. St. Fish. Comm. Bull. 1902, Washington 1903, p. 45.*
313. — *The functions of the lateral-line organs in fishes. Bullet. of the Bur. of Fisheries, Vol. 24 (1904) p. 183; Amer. Natural., Vol. 38 (1904), p. 496.*
314. — *The skin, lateral-line organs and ear as organs of equilibrium. Science, New Ser., Vol. 21 (1905), p. 265.*
315. — *The sense of hearing in the dogfish. Ebenda, Vol. 29 (1909), p. 428.*
316. **Pelseneer, P.**, *Sur la classification phylogénétique des Pélécypodes. Bull. Sc. France Belg., T. 2 (1889), p. 27.*
317. — *Sur les otocystes des Nuculidae. Zool. Jahrb., Morph. Abt., Bd. 4 (1890), p. 501—504.*
318. **Perkins, H. F.**, *The development of Gonionema Murbachii. Proceed. Philadelphia Acad. Nat. Sci. for 1902, p. 750.*
319. **Peter, K.**, *Ueber einen Schmetterling mit Schallapparat, Endrosa (Setina) aurita var. ramosa. Mitteil. a. d. Greifswalder Naturwiss. Ver. f. Neuvorp. u. Rügen, 1910.*

320. **Piper, H.**, *Aktionsströme vom Gehörorgan der Fische bei Schallreizung. Ctbl. f. Physiol., Bd. 20 (1906), p. 293.*
321. — *Ueber das Hörvermögen der Fische. Münch. med. Wochr., Bd. 53 (1906), p. 1785.*
322. — *Die akustischen Funktionen des inneren Ohres und seiner Teile. Med. Klinik, 1906, No. 41.*
323. — *Aktionsströme vom Labyrinth der Fische bei Schallreizung. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1910, Suppl. p. 1; Ctbl. f. Physiol., Bd. 25 (1911), No. 23.*
324. **Plate, L.**, *Bemerkungen zur Organisation der Dentalien. Zool. Anz., Bd. 11 (1888), p. 509—515.*
325. **Polimanti**, *Contributi alla fisiologia del movimento e del sistema nervoso degli animali inferiori. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 12 (1911), p. 380.*
326. **Pollak**, *Med. Jahrb., 1886, p. 555.*
327. **Prentiss**, *Bullet. Mus. comp. Zool. Harvard, Vol. 36 (1901), p. 239.*
328. **de Quatrefages, A.**, *Mémoire sur la synapte de Duvernoy. Annales d. Sc. natur., T. 17 (1842).*
329. — *Études sur les types inférieurs de l'embranchement des Annelés. Ebenda, Sér. 3, T. 13 (1850), p. 29.*
330. **Quix, F. H.**, *Experimenten over de functie van het labyrinth bij Haaien. Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver., Deel 8 (1903), p. 35.*
331. — *Het gehoor-orgaan der Japansche dans-muis als type van doofstom dier. Nederlandsch Tijdschr. voor Geneesk., Bd. 42 (1906), 2. Hälfte, p. 26 (s. Ctbl. f. Biophys., 1906/07, No. 488).*
332. — *Angeborene Labyrinthanomalieen bei Tieren. Sammelreferat. Ctbl. f. Ohrenh., 1907, p. 291.*
333. — *Labyrinthanomalieen und Erscheinungen bei Tanzmäusen. Sammelreferat. Ebenda, Bd. 5 (1907), p. 327.*
334. **Rádl, E.**, *Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere, Leipzig 1903.*
335. — *Ueber das Gehör der Insekten. Biol. Ctbl., Bd. 25 (1905), p. 1.*
336. — *Ueber einige Analogieen zwischen der optischen und statischen Orientierung. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1905, p. 279—296.*
337. **Ramdohr**, *Magazin der Gesellschaft naturforschender Freunde Berlin, 1811, p. 389.*
338. **Ranke, J.**, *Der Gehörvorgang und das Gehörorgan bei Pterotrachea. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 25 (1875), Suppl. p. 77.*
339. — *Das akustische Organ im Ohre der Pterotrachea. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 12 (1876), p. 565.*
340. **Rawitz, B.**, *Gehörorgan und Gehirn eines weißen Hundes mit blauen Augen. Morphol. Arb., Bd. 6 (1896).*
341. — *Ueber die Beziehungen zwischen unvollkommenem Albinismus und Taubheit. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1897, p. 402.*
342. — *Das Gehörorgan der japanischen Tanzmäuse. Ebenda, 1899, p. 236.*
343. — *Neue Beobachtungen über das Gehörorgan der japanischen Tanzmäuse. Ebenda, 1901, Suppl. p. 171.*
344. — *Noch einmal die Bogengangsfrage bei japanischen Tanzmäusen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 16 (1902), p. 42.*
345. — *Zur Frage über die Zahl der Bogengänge bei japanischen Tanzmäusen. Ebenda, Bd. 15 (1902), p. 649.*
346. — *Ueber den Bogengangsapparat der Purzeltauben. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1903, p. 105.*
347. — *Bemerkungen zu der Mitteilung des Herrn G. Alexander: Weitere Studien am Gehörorgan unvollkommen albinotischer Katzen. Ztschr. f. Ohrenhlk., Bd. 49 (1905), p. 299.*
348. **Reclam, C.**, *Geist und Körper, 1859, p. 275.*
349. **Regen, J.**, *Das tympanale Sinnesorgan von Thamnotrizon apterus Fab. ♂ als Gehörapparat experimentell nachgewiesen. Sitz.-ber. k. k. Akad. Wien, Math. nat. Kl., 3. Abt., Bd. 117 (1909), p. 487—490.*
350. **Regnard, P.**, *Sur l'action statique de la vessie natatoire des poissons. Compt. rend. Soc. Biol., 1895, p. 653.*
351. **Retzius, G.**, *Zur Kenntnis des Gehörorgans von Pterotrachea. Biolog. Unters., (2) Bd. 10, Jena 1902, p. 34—36.*
352. **Reynaud, G.**, *Théorie de l'instinct d'orientation des animaux. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. Paris, T. 125 (1897), p. 1191.*
353. **Rivera, E.**, *Algunas observaciones hechas acerca de la educación de que son susceptibles los peces, y de si oyon ó no. Boletin de la Real Sociedad española de hist. natural. Madrid, T. 4 (1904), p. 59.*
354. **Rollinat** et **Trouessart**, *Sur le sens de la direction chez les Chiroptères. Compt. rend. de la Soc. de Biol. Paris, T. 52 (1900), p. 604.*

355. **Romanes, G. J.**, *Preliminary observations on the locomotor system of Medusae. Philos. Transact. Roy. Soc. London, Vol. 166 (1876), p. 269.*
356. — *Further observations on the locomotor system of Medusae. Ebenda, Vol. 167, Part 1 (1877), p. 659.*
357. — *Jelly-fish, starfish and sea-urchins, London 1885.*
358. **Rosenthal**, *Ueber den Geruchssinn der Insekten. Reils Arch. f. d. Physiol., Bd. 10 (1811), p. 427.*
359. **van Rossem, A.**, *Gewaarwordingen en reflexen, opgewekt van uit de halfcirkelvormige kanalen. Diss. März 1907, Utrecht (s. Biophysiol. Ctbl., 1907/8, No. 767).*
360. **Rothke, M.**, *Musikempfindliche Raupen. Insektenbörse Leipzig, Bd. 19 (1902), p. 314.*
361. **Ruttin**, *Beitrag zur Pathologie der Taubstummheit etc. Verhandl. d. Dtsch. Otol. Ges., 1910, p. 282.*
362. **Schaefer, K. L.**, *Gehörssinn. In Nagels Handb. d. Physiol. d. Menschen, Bd. 3, Tl. 2 (1905), p. 476.*
363. **Schapringer**, *Sitz.-ber. d. Wien. Akad., Math.-nat. Kl., Bd. 62 (1870), p. 2.*
364. **Schierholz, C.**, *Ueber Entwicklung der Unioniden. Denkschr. d. Akad. Wien, Bd. 55 (1888), p. 183.*
365. **Schmidt, Osc.**, *Die Gehörorgane der Heuschrecken. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 11 (1875), p. 195.*
366. **Schneider, G. H.**, *Die Orientierung der Brieftauben. Ztschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg., Bd. 40 (1905), p. 252—279.*
367. **Schultze, Fr. E.**, *Ueber die Sinnesorgane der Seitenlinien bei Fischen und Amphibien. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 6 (1870), p. 64.*
368. **Schwabe, J.**, *Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Zoologica, Stuttgart, Bd. 20 (1906), H. 50.*
369. **Seeliger**, *Tunicaten. Bronns Kl. u. Ordn., 1895, p. 108.*
370. **Seleny, G. P. (= Zeliony)**, *Materialien zur Frage über die Reaktion des Hundes auf akustische Reize. Diss. 1907 (s. Biophysiol. Ctbl., 1907/8, No. 771).*
371. **Semon**, *Beitrag zur Naturgeschichte der Synaptiden des Mittelmeers. Mitteil. d. Zool. Stat. Neapel, Bd. 7 (1887).*
372. — *Die Entwicklung der Synapta digitalis und die Stammesgeschichte der Echinodermen. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 22 (1888), p. 175.*
373. **Semper, C.**, *Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere. Arb. d. Zool. Inst. Würzburg, Bd. 3, p. 215.*
374. **Sewall, H.**, *Experiments upon the ears of fishes with reference to the function of equilibrium. Journ. of Physiol., Vol. 4 (1883), p. 339.*
375. **Sidoriak, S.**, *Beitrag zur Kenntnis des gegenseitigen Verhältnisses zwischen dem Gehörorgan und der Schwimmblase bei Cobitiden und Cypriniden. Anat. Anz., Bd. 15 (1898), p. 93.*
376. **Siebenmann, F.**, *Mittelohr und Labyrinth. Bardelebens Handb. d. Anat. d. Menschen, Jena 1898, p. 195.*
377. — *Ueber Schädigung des Gehörorgans durch Schalleinwirkung. Verhandl. Schweizer. nat. Ges. Basel 1910, Bd. 93, H. 1, p. 355.*
378. **v. Siebold, C. Th.**, *Ueber ein rätselhaftes Organ einiger Bivalven. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1838.*
379. — *Ueber das Gehörorgan der Mollusken. Wiegmanns Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 7 (1841), Bd. 1, p. 148.*
380. — *Ueber das Stimm- und Gehörorgan der Orthopteren. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 10 (1844), Bd. 1.*
381. **Simroth**, *Mollusken. Bronns Kl. u. Ordn. d. Tierreichs, 1892—1894, 1896/97.*
382. — *Mollusca. Ebenda, 1909.*
383. **Sörensen, W.**, *Om lydorganer hos Fiske, Kjöbenhavn 1884.*
384. — *Are the extrinsic muscles of the airbladder . . . subordinate to the voluntary production of sounds. Journ. of Anat. and Physiol., 1895, p. 205, 399, 518.*
385. **Solger, B.**, *Zur Kenntnis des Gehörorgans von Pterotrachea. Schriften d. Naturf. Ges. Danzig, N. F. Bd. 10 (1900), H. 1, p. 65.*
386. **Souleyet**, *Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. (1843), T. 2, p. 665.*
387. **Stannius, H.**, *Bemerkungen zur Anatomie und Physiologie der Arenicola piscatorum. Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol., 1840, p. 379,*
388. **Starks, E. C.**, *On a communication between the air bladder and the ear in certain spiny-rayed fishes. Science, N. S. Vol. 28 (1908), p. 613.*
389. **Stauffacher, H.**, *Ueber ein neues Organ bei Phylloxera vastatrix. Allg. Ztschr. f. Entomol., Bd. 8 (1903), No. 2/3.*
390. — *Das statische Organ bei Chermes coccineus Rtz. Ebenda, Bd. 9 (1904), p. 361.*
391. — *Zur Kenntnis des statischen Organs bei Phylloxera vastatrix. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 82 (1905), p. 379 u. Bd. 88 (1907), p. 131.*

392. **v. Stein,** *Die Lehre von den Funktionen der einzelnen Teile des Ohrlabyrinthes, Jena 1894.*
393. **Steiner, J.,** *Ueber das Zentralnervensystem des Haifisches und des Amphioxus lanceolatus, und über die halbzirkelförmigen Kanäle des Haifisches. Sitz.-ber. d. Berl. Akad. d. Wiss., Bd. 28 (1886), I, p. 495.*
394. — *Sur la fonction des canaux semicirculaires. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., T. 104 (1887), p. 1116.*
395. — *Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogenese, Braunschweig 1888.*
396. **Stepanow, E. M.,** *Experimenteller Beitrag zur Frage über die Funktion der Schnecke. Monatsschr. f. Ohrenheilk., Bd. 22 (1888), p. 85.*
397. **Stobbe, R.,** *Ueber das abdominale Sinnesorgan und über den Gehörssinn der Lepidopteren mit besonderer Berücksichtigung der Noctuiden. Sitz.-ber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1911, H. 2, p. 95.*
398. **Strehl, H.,** *Beiträge zur Physiologie des inneren Ohres. Pflügers Arch., Bd. 61 (1895), p. 205.*
399. **Thienemann, A.,** *Statocysten bei Anthura gracilis Leach. Zool. Anz., Bd. 26 (1903), p. 406.*
400. **Thilo,** *Wie gelangt die Luft in die Schwimmblase der Fische? Biol. Ctbl., 1903.*
401. — *Die Luftwege der Schwimmblasen. Zool. Anz., Bd. 30 (1906), p. 591.*
402. — *Das Schwinden der Schwimmblasen bei den Schollen. Ebenda, Bd. 31 (1907), p. 393.*
403. — *Die Entwicklung der Schwimmblase bei den Karpfen. Ebenda, Bd. 32 (1907), p. 589.*
404. **Thomson, Wyville,** *On the development of Synapta inhaerens. Quart. Journ. micr. Sc., New Ser. Vol. 2 (1862), p. 131—146.*
405. **Tommaszewicz,** *Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinths. Diss. Zürich, 1877.*
406. **Tower, R. W.,** *The gas in the swim-bladder of fishes. Bull. United St. Fish Commission, Vol. 21 (1901), p. 123.*
407. **Trendelenburg, W.,** *und* **Kühn, A.,** *Vergleichende Untersuchungen zur Physiologie des Ohrlabyrinthes der Reptilien. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1908, p. 160.*
408. **Treviranus,** *Biologie, Bd. 6, p. 309.*
409. — *Ann. d. Wetterauischen Ges., Bd. 1, Tl. 2, Frankfurt 1809, p. 169.*
410. **Tschachotin, S.,** *Die Statocyste der Heteropoden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 90 (1908), p. 343—422.*
411. **v. Uexküll,** *Physiologische Untersuchungen an Eledone moschata. Ztschr. f. Biol., Bd. 31, N. F. 13 (1894), p. 584.*
412. **Verworn,** *Gleichgewicht und Otolithenorgan. Pflügers Arch., Bd. 50 (1891), p. 423.*
413. **Viguier, C.,** *Sur les fonctions des canaux semicirculaires. Revue philosophique, 1882; Revue internat. d. Sc. 1882, p. 255 u. 361; Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., T. 104, p. 868.*
414. **Wagner, W.,** *Psychologisch-biologische Untersuchungen an Hummeln. Zool., 1907, Stuttgart.*
415. **Wasmann, E.,** *Zur Frage nach dem Gehörsvermögen der Ameisen. Biol. Ctbl., Bd. 11 (1891), p. 26.*
416. — *Die psychologischen Fähigkeiten der Ameisen. Zoologica, Bd. 26 (1899).*
417. **Weber, E. H.,** *De aure et auditu hominis et animalium. Pars I. De aure animalium aquatilium, Lipsiae 1820.*
418. **Wegner, M.,** *Zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 10 (1910), p. 249.*
419. **Weinland, E.,** *Ueber die Schwinger (Halteren) der Dipteren. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 51 (1891), p. 55.*
420. **Weld, L. D.,** *The sence of hearing in ants. Science, New Ser., Vol. 10 (1899), p. 766—768.*
421. **Wiedersheim,** *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 7. Aufl., Jena 1909.*
422. **Winterstein, H.,** *Ueber Reaktionen auf Schallreize bei Tieren ohne Gehörorgane. Ctbl. f. Physiol., Bd. 22 (1909), p. 759.*
423. **Wittmaack,** *Ueber Schädigung des Gehörs durch Schalleinwirkung. Eine experimentelle Studie. Ztschr. f. Ohrenheilk., Bd. 54 (1907), p. 37.*
424. — *Eine neue Stütze der Helmholtzschen Resonanztheorie. Pflügers Arch., Bd. 120 (1907), p. 249.*
425. — *Zur Frage der Schädigung des Gehörorgans durch Schalleinwirkung. Ztschr. f. Ohrenheilk., Bd. 59 (1909), p. 211—220.*
426. — *Ueber sogenannte atypische Epithelformationen im membranösen Labyrinth. Verhandl. Dtsch. Otol. Ges., 1911, p. 406.*

427. **Wundt, W.**, *Akustische Versuche an einer labyrinthlosen Taube. Wundts physiol. Studien, Bd. 9 (1893), p. 496.*
428. — *Zur Frage der Hörfähigkeit labyrinthloser Tauben. Pflügers Arch., Bd. 61 (1895), p. 339.*
429. **Yerkes R. M.**, *A contribution to the physiology of the nervous system of the Medusa Gonionemus Murbachii. Part I. The sensory reactions of Gonionemus, Amer. Journ. of Physiol., Vol. 6 (1902), p. 434.*
430. — *and* **Ayer, J. B.**, *A study of the reactions and reaction time of the Medusa Gonionema Murbachii to photic stimuli. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 9 (1903), p. 279.*
431. — *The instincts, habits and reactions of the frog. Harvard Psychological Studies, Vol. 1 (1903), p. 634.*
432. — *Inhibition and reinforcement of reaction in the frog Rana clamitans. Journ. of compar. Neurol. and Physiol., Vol. 14 (1904), p. 124.*
433. — *The sense of hearing in frogs. Ebenda, Vol. 15 (1905), p. 279—304.*
434. — *Bahnung und Hemmung der Reaktion auf taktile Reize durch akustische Reize beim Frosche. Pflügers Arch., Bd. 107 (1905).*
435. — *The senses and intelligence of the Chinese dancing mouse. Proceed. Soc. for exper. Biol. and Med., New York, 1906.*
436. — *The functions of the ear of the dancing mouse. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 18 (1907), p. XVIII.*
437. **Yoshi**, *Experimentelle Untersuchungen über die Schädigung des Gehörorgans durch Schalleinwirkung. Ztschr. f. Ohrenheilk., Bd. 58 (1909), p. 201—251.*
438. **Zeleny, Ch.**, *The hearing of Serpulid larvae with notes on the behavior of the young animals. Biol. Bull. Woods Hole, Vol. 8 (1905), p. 312.*
439. **Zelenyj, G. P.**, *Orientieren des Hundes im Reiche der Schalle. (Russ.) Arb. d. Ges. russ. Aerzte, Bd. 73 (1906), p. 337 (s. Biophys. Ctbl. 1906/07, No. 269).*
440. **Zeliony, G. P.**, *Ueber die Reaktion der Katze auf Tonreize. Ctbl. f. Physiol., Bd. 23 (1910), p. 762.*
441. **Zenneck, J.**, *Reagieren die Fische auf Töne? Pflügers Arch., Bd. 95 (1903), p. 346.*
442. — *Hören der Fische. Jahresber. d. Fischereiver., Bonn, 1903/04, p. 66.*
443. **Zoth, O.**, *Ein Beitrag zu den Beobachtungen und Versuchen an japanischen Tanzmäusen. Pflügers Arch., Bd. 86 (1901), p. 147.*
444. — *Vortrag über Beobachtungen an japanischen Tanzmäusen und die Bedeutung des Ohrlabyrinths. Graz. Mitt. Naturwiss. Ver. Steierm., Bd. 38 (1902), p. 42.*
445. **Zuntz**, *Hermanns Handb. d. Physiol., Bd. 4, Teil 2, p. 151.*

Sachregister.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena